Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	34	3–33	München, 15. 12. 1994

DFG-Schwerpunkt
BIOGENE SEDIMENTATION
Riff-Evolution und Kreide-Sedimentation

Paläoozeanographisch gesteuerte Veränderungen des Dinophyta-Planktons während des Unter-Cenoman Transgressions-Events – Eine Trendanalyse der Dinoflagellaten-Zysten Verteilungsmuster im Profil Rüthen (Münsterland/Deutschland) –

Von KARL-HEINZ KIRSCH * und RAIMOND BELOW **

Mit 24 Abbildungen

Kurzfassung

Die Daten einer quantitativen Analyse der Dinoflagellatenzysten-Assoziationen im Unter-Cenoman des Profils Rüthen (südliches Münsterland/Deutschland), die FECHNER (1989) publizierte, werden mit der von BELOW & KIRSCH (1994) vorgestellten Methode neu berechnet. Die Veränderungen von so ermittelten %-Häufigkeiten verschiedenster natürlicher Dinoflagellaten-Taxa unterschiedlichster hierarchischer Rangstufen in einem biologisch definierten Klassifikationsschema werden in ihrer Abhängigkeit von den wechselnden Umweltbedingungen während des Unter-Cenoman Transgressions-Events untersucht. Dabei zeigen sich im Gegensatz zu den Ergebnissen traditioneller Bearbeitungsweise sehr oft markante Trends in der Häufigkeitsverteilung vieler Dinoflagellaten-Zysten-Gruppen im Profil synchron zur Entwicklung des Transgressions-Ereignisses.

Abstract

FECHNER (1989) published data of a quantitative analysis of dinoflagellate-cyst assemblages from the Lower Cenomanian of the Rüthen section (southern Münsterland/Germany). These data are used for new calculations according to the method of BELOW & KIRSCH (1994). The relative abundances of various taxa of different rank in a biologically defined classification

*) Dr. K.-H. KIRSCH, Institut für Paläontologie der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn, Nußallee 8, 53115 Bonn, Deutschland;

**) Privatdozent Dr. R. BELOW, Büchelstraße 1, 53227 Bonn-Oberkassel, Deutschland.

scheme are analysed in detail in order to find responses of dinoflagellate-cysts within the section to changing environmental conditions during this Lower Cenomanian transgression event. A lot of significant trends of decrease and increase of relative abundances of such dinoflagellate-cyst taxa connected with the progressive development of the transgression can be observed with this new method in contrary to poor results using the traditional calculation only.

Einleitung

Wie bei allen Lebewesen gibt es auch bei den Dinophyta gegenüber definierten Milieufaktoren tolerant oder sensibel reagierende Taxa. Durch vergleichende, gleichzeitige Untersuchungen der rezenten Verbreitung von Dinoflagellaten und verschiedenster Umweltfaktoren, die diese Verteilungsmuster mitbestimmen, kennen wir in zunehmendem Maße die ökosensitiven Arten in einer Phytoplankton-Population und wissen sie von den ökotoleranten Dinoflagellaten-Taxa zu trennen.

Mit der Methode des Extrapolierens der Umwelt-Toleranz des Nearest Living Relative können rezent als Ökoindikatoren bekannte Dinoflagellaten-Zysten im Quartär und im Neogen zur Rekonstruktion des Paläomilieus mit hoher Aussagesicherheit eingesetzt werden. Dabei werden die uns rezent bekannten Ansprüche eines lebenden Taxons an spezielle Umweltfaktoren in die Erdvergangenheit zurückextrapoliert unter der Annahme, daß das Taxon seine spezifischen Umweltansprüche nicht wesentlich ändert.

Diese Möglichkeit entfällt aber bei den Dinoflagellaten aufgrund des fehlenden aktualistischen Rezentvergleichs mit zunehmendem geologischen Alter, wie bei jeder anderen Fossilgruppe auch. Heute ausgestorbene, zu ihren Lebzeiten ökosensitive Dinoflagellaten können dann nur empirisch gefunden werden, indem ihre Verteilungsmuster innerhalb einer Zeitscheibe an möglichst vielen anderen, mit geologischen und paläontologischen Methoden gewonnenen paläoökologischen Daten geeicht werden.

Bei solchen, immer noch recht seltenen quantitativen paläoökologischen Analysen praetertiärer Dinoflagellaten-Zysten wird aus Zeitnot oder Bequemlichkeit meist nur auf Gattungs-Niveau ausgezählt und die relative Häufigkeit von Gattungen innerhalb der Gesamt-Dinoflagellaten-Zysten-Assoziation ermittelt. Diese alleinige Nutzung der Gattung bedingt bereits starke Einschränkungen von Aussagemöglichkeiten. Zusätzlich kann auch das heutzutage gleichermaßen übliche, sehr starke Splitting auf Gattungs-Niveau eventuell in den Fossilvergesellschaftungen tatsächlich dokumentierte Verteilungen natürlicher, biologisch definierbarer Gruppen verschleiern. Diese inflationäre Aufspaltung in mittlerweile zu 35% monotypischen Gattungen berücksichtigt in der Regel lediglich morphologische Unterschiede von phaenotypischen Merkmalen, die nicht in jedem Fall die tatsächlichen biologischen Verwandtschaftsbeziehungen, respektive Unterschiede widerspiegeln und künstliche Formgattungen in Fülle bedingen. Deshalb wird bei quantitativen Analysen sehr oft getrennt gezählt, was taxonomisch zusammengehört und eine sinnvolle ökologische Aussage erlauben könnte. Es besteht dann die Gefahr ökologisch sensitive natürliche Taxa nicht zu erkennen und führt unseres Erachtens zu mehr und mehr aussagelosen Häufigkeitsverteilungsmustern in den Profilen. Dies finden wir bei unseren Arbeiten über Dinoflagellaten-Zysten-Assoziationen aus der Unter-Kreide immer wieder bestätigt und darauf haben wir bereits ausführlich hingewiesen (Below & Kirsch 1994, Kirsch & Below, im Druck). Below & Kirsch (1994) entwickelten deshalb eine alternative Methode, um paläoökolgische Interpretationen mit Hilfe von fossilen Dinoflagellaten-Zysten aussagekräftiger, zuverlässiger und sicherer zu machen. Dabei werden die relativen Häufigkeiten natürlicher Taxa (hier: Zählgruppen) unterschiedlichster hierarchischer Rangstufe in einem evolutionsbiologisch begründeten Klassifikations-

schema an verwandten, aber höherrangigen Taxa (Zählgruppen) bis hin zur Gesamtassoziation ermittelt. Die Details der Methodik sind bei Below & Kirsch (1994) beschrieben.

Es liegt nahe, auf diese neuartige Methode die geologisch überlieferten Verteilungsmuster von Dinoflagellaten-Zysten zunächst in möglichst umfangreichen Probenserien zu ermitteln, um sie dabei an mit anderen geologisch/paläontologischen Methoden erarbeiteten Paläodaten zu eichen. So ließe sich die zukünftige Anwendung möglichst rasch auf eine umfangreiche Datenbasis gründen. Das bezieht die Nutzung publizierter Daten mit ein. Bei einer Sichtung der Literatur mit quantitativen Dinoflagellaten-Zysten-Analysen stellte sich jedoch heraus, daß das Gros der Daten nicht benutzt werden kann, weil Angaben über die exakte Zahl der insgesamt pro Probe ausgezählten Dinoflagellaten-Zysten-Individuen fehlen. Kirsch & Below (im Druck) diskutieren an Beispielen ausführlich die unabdingbare Notwendigkeit jede %-Berechnung von Taxa mit der Berechnung des Konfidenzintervalls zu koppeln (siehe S. 9). Nur so können %-Häufigkeiten, wie wir sie nach unserer Methode berechnen, miteinander verglichen und interpretiert werden. Zur Berechnung des Konfidenzintervalls wird aber immer die genaue Zahl der insgesamt ausgelesenen Individuen einer Probe benötigt und diese Angabe fehlt den meisten Publikationen. Eine der wenigen positiven Ausnahmen stellt die Arbeit von Fechner (1989) über Dinoflagellaten-Zysten aus dem Alb/Cenoman- Grenzbereich von Rüthen dar. Fechner zählte sehr viele Dinoflagellaten-Zysten-Individuen pro Probe aus, was ein sehr enges Konfidenzintervall mit entsprechend hoher Aussagegenauigkeit bedingt. Fechner gibt aber auch die genaue Anzahl ausgezählter Individuen an und aus seinen %-Häufigkeitsangaben der Taxa lassen sich deshalb die Individuenzahlen eines jeden Taxons pro Probe berechnen, die wir für unsere Methode brauchen.

Zielsetzung

Mit einer fortschreitenden Transgression über einen definierten Punkt im Sedimentationsraum hinweg ändern sich zwangsläufig verschiedenste Umweltparameter am Sedimentationspunkt und auch in der Wassersäule darüber sehr stark und vor allem auch geologisch gesehen sehr rasch, aber unter einem definierten regionalen Klimadiktat (Paläogeographische Position auf der Land/Küstenlinie/Meer-Traverse; Entfernung vom Land und Einflußstärke des terrestrischen Systems auf das marine System (System-Interferenz) durch: Eintrag mineralischer Nährstoffe vom Land und terrestrisch produzierter organischer Nährstoffe, Eintrag mineralischen und organischen Nichtnährstoff-Detritus, Süßwasserzufluß mit Süßwasserüberschichtung über marinem Salzwasser oder Vermischung des Süßwassers mit marinem Salzwasser und Verdünnung der marinen Salzkonzentration, Stärke des Küstenauftriebs von kühlerem Meerbodenwasser in Küstennähe unter Einfluß ablandigen Windes; gezeiten- und windgetriebene Bildung von Turbulenzen mit Vermischung von marinem Boden- und Oberflächenwasser, aber auch in Abhängigkeit von der sich bei Transgression unter Umständen rasch verändernden Bathymetrie).

Bei den zum Teil sehr starken Veränderungen der Konstellation von Umweltparametern während der Unter-Cenoman-Transgression in dieser südlichen Randposition des flachen Münsterländer Sedimentationsbeckens waren entsprechend deutliche Reaktionen des Dinoflagellaten-Planktons wahrscheinlich. Wir erwarteten, daß diese Reaktionen dann auch als Trend in den Veränderungen der relativen %-Häufigkeiten in der Profilabfolge widergespiegelt und dokumentiert wurden und auf diese Weise die Spuren des Transgressionsereignisses während eines Kaltwasser-Regimes (siehe S. 8) in der Plankton-Biosphaere überliefert sind. Das nachzuweisen ist unsere Zielsetzung bei der Neuberechnung der Daten Fechners (1989) nach der Methode von Below & Kirsch (1994).

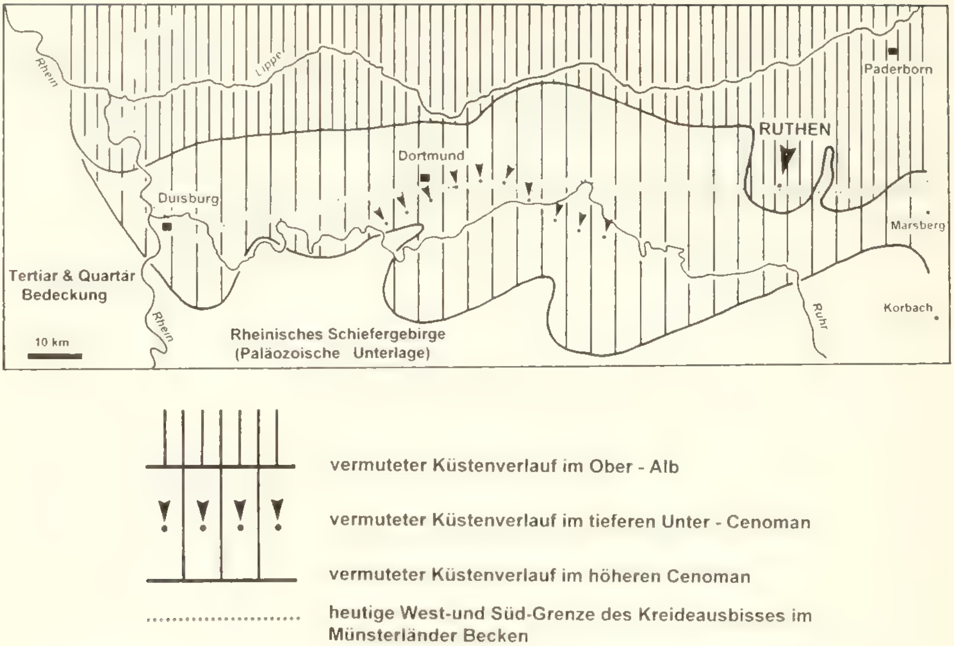


Abb. 1: Paläogeographische Verbreitung des Alb und Cenoman im Münsterländer Kreidebecken (umgezeichnet und vereinfacht nach Frieg, Hiss & Kaever (1990).

Geologische Übersicht und paläoökologischer Kenntnisstand

Im Unter-Cenoman ist das von Norden über den Münsterländer Sporn der Rheinischen Masse transgredierende Kreide-Meer weit über das heutige Verbreitungsgebiet am Südrand des Münsterländer Kreidebeckens nach Süden auf die Landmasse des Rheinischen Schiefergebirges vorgedrungen (Abb.1). Im Raum Rüthen/Büren beginnt diese Kreidesedimentation mit mittelkörnigem glaukonitischem, bankigem bis massigem Sandstein, der paläozoische Schichten diskordant überlagert. Diese Rüthener Schichten lassen sich einer ersten Transgressionsphase im Mittel- bis Oberalb zuordnen. Sie erreichen in der Region 5m–7m, stellenweise 10m Mächtigkeit. Diese glaukonitischen Sandsteine werden im Steinbruch des Rüthener Grünsandstein-Werks Kirsch & Volmer GmbH (TK 25 Effeln (4416), r 34 59 980, h 57 07 550) als Werkstein abgebaut. Im Steinbruch sind im Hangenden der Rüthener Schichten über einer Phosphoritknollen-Lage die Basisschichten des Cenomans aufgeschlossen. Dies sind „zunächst sandige glaukonitreiche Kalke, später dann nur noch gelegentlich glaukonitführende Kalkbänke, die durch zum Teil recht mächtige Mergellagen von einander getrennt werden. Den Abschluß des Profils bilden dickbankige Kalke mit nur wenigen dünnen Mergelfugen" (Zitat nach Fechner, 1989, S. 7). Diese lithologisch sehr differenzierte Schichtenfolge (Abb.2) dokumentiert das Transgressions-Ereignis an der Wende Alb/Cenoman nach einer Phase mit regressivem Trend und damit verbundenen Sedimentationslücken und/oder Aufarbeitungshorizonten über der ersten Mittel-Oberalb Transgressionsphase. Weiterführende Literatur zur Alb/Cenoman-Thematik der Region, detaillierte Darstellungen der Lithostratigraphie und Biostratigraphie dieses und benachbarter Aufschlüsse findet sich in Fechner (1989), Frieg, Hiss & Kaever (1990), Hiss (1981, 1989), Kemper (1984) und Skupin (1989).

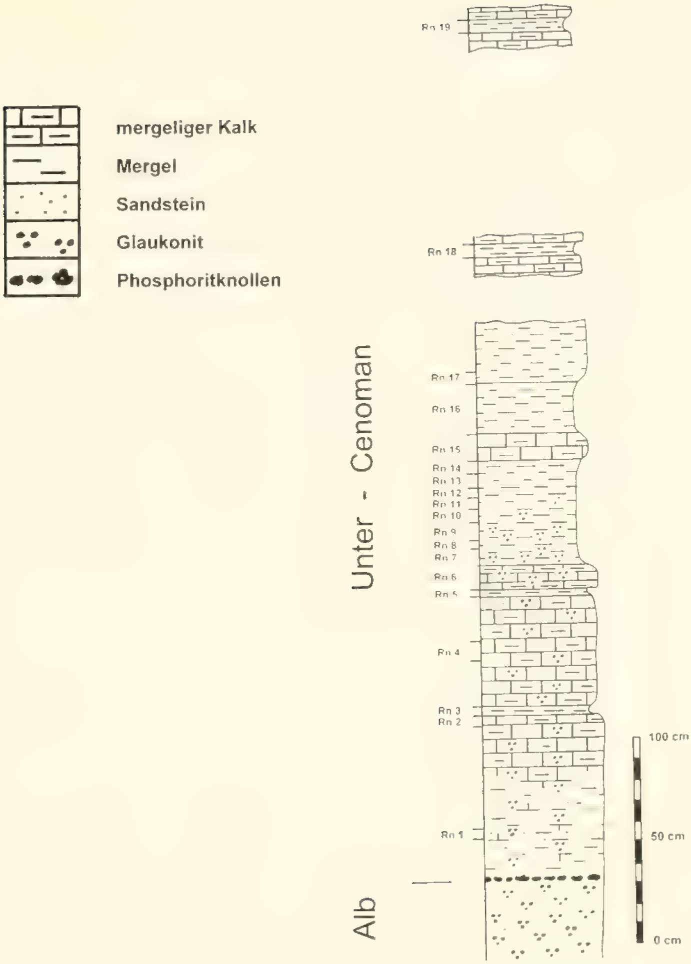


Abb. 2: Profil des Unter-Cenoman im Steinbruch des Rüthener Grünsandstein-Werks KIRSCH & VOLMER GmbH (umgezeichnet nach FECHNER (1989); Alb-Cenoman Grenze nach HISS (1981).

Das Profil Rüthen wurde auch von FECHNER (1989) aufgenommen, im Detail beschrieben und beprobt. Er führte eine Palynofaziesanalyse von insgesamt 19 Proben durch. Hinsichtlich vieler allgemeiner Informationen und Details zu Ergebnissen der traditioneller Analysenweise und Problemdiskussionen verweisen wir auf diese Arbeit und referieren hier lediglich was an Informationen über die Wassertemperatur und Salinität des damaligen Sedimentationsraumes während des Transgressions-Events für unsere Trendanalyse wichtig sein könnte.

Neben den das Phytoplankton aus organischer Substanz bei weitem dominierenden Dinoflagellaten-Zysten fand FECHNER (1989) in jeder Probe Acritarchen mit durchschnittlich 1%-5% Häufigkeit (am Gesamt-Phytoplankton-Gehalt aus organischer Substanz). Nur in den Proben Rn6, Rn15, Rn18 und Rn19 liegen sie mit 5%-10% und in Rn3 mit 13% höher und in Rn4 werden sogar 33% erreicht. Ein gerichteter Trend in der %-Häufigkeitsverteilung im Profil ist nicht zu erkennen. Die mit Ausnahme von Rn4 eher moderaten Oszillationen zwischen 1% und 10% weisen darauf hin, daß das Profil in dem untersuchten Zeitintervall immer noch deutlich im Einflußbereich des terrestrischen Systems blieb, denn "acritarchs...,

if present in higher quantities, are frequently claimed to indicate reduced salinity waters ...". In addition, acritarchs are characteristic for more turbulent water conditions, indicating the initial and closing stages of transgressions (PRAUSS, 1993, S.149). Auf die Landnähe des Ablagerungspunktes weisen ja auch die von FECHNER nachgewiesenen deutlichen Pollen- und Sporen-Gehalte in den Proben hin.

Innerhalb der Acritarchen-Assoziationen ist *Paralecaniella indentata* das in vielen Proben dominante Taxon, vor allem im Intervall Rn2 bis Rn6, wo sich aus FECHNERS %-Angaben 65 Individuen in Rn2, 30 Individuen in Rn3, 188 Individuen in Rn4, 27 Individuen in Rn5 und 30 Individuen in Rn6 rückrechnen lassen. Im Hangenden sind sie mit Ausnahme von Probe Rn15 (39 Individuen) deutlich seltener oder fehlen (siehe FECHNER 1989, Abb.5). In diesem Taxon vermutet FECHNER (1989, S. 54) ein „möglicherweise Kaltwasser anzeigendes Faziesfossil". In der Tat fällt die Häufigkeit von *Paralecaniella indentata* in der unteren Hälfte des Profils auf, welches ja auch so reich an Glaukonit ist, den KEMPER (1987) als „Kaltwasser-Mineral" bezeichnet, da seine Abscheidung mit wenigen Ausnahmen an kühles Wasser gebunden sei. Dieser Teil des Profils entstand in einem ausgedehnten Glaukonitfaziesgürtel, dessen Bildung am Meeresboden zumindest auf kühles Bodenwasser hinweist und *Paralecaniella indentata* vielleicht auf ebenso kühles Oberflächenwasser. Niedrige Temperatur des Oberflächenwassers kann dann in dieser landnahen Position des Ablagerungsraumes des Profils Rüthen durch Küstenauftrieb des kühlen Bodenwassers bedingt gewesen sein. Vielleicht aber war das Oberflächenwasser im Epikontinentalmeer „Münsterländer Kreidebecken" im frühen Unter-Cenoman ohnehin kühl, denn KEMPER (1987, S. 30) vermutet im frühen Unter-Cenoman eine Kaltzeit, während der dieser Küstenauftrieb von kaltem Bodenwasser größte Intensität erreichte. Mit der Abnahme des Glaukonitgehaltes zum Hangenden des Profils wird auch *Paralecaniella indentata* seltener.

Methodik

FECHNER (1989) untersuchte die Phytoplanktonführung und die Pollen- und Sporen-Gehalte von 19 Proben (Rn1–Rn19) des Profils quantitativ. Die prozentuale Häufigkeit der verschiedenen Taxa ist in seiner Abbildung 6 publiziert, ebenso wie die Summe aller gezählten Dinoflagellaten-Zysten pro Probe. Diese Abbildung 6 enthält ebenfalls Angaben über die Menge der nicht bestimmten Zysten, die immerhin zwischen 6% und 20%, in Probe Rn4 sogar 30% der Gesamtsumme der gezählten Dinoflagellaten-Zysten ausmacht. Diese Daten von insgesamt 46 Zählgruppen FECHNERS (auf Art aber auch auf Gattungsniveau) übernehmen wir unkritisch. Die Taxa dieser Zählgruppen sind in der Regel eindeutig zu erkennen. Wir gehen deshalb davon aus, daß sie von FECHNER in den Proben ziemlich vollständig erkannt und in seinen Zählgruppen erfaßt wurden, in seinen Berechnungen berücksichtigt sind und deshalb nicht als „unerkannte" Taxa in dem zum Teil recht hohen Anteil unbestimmter Dinoflagellaten-Zysten verborgen sind. Aus diesem Grund haben wir zunächst für jede Probe die tatsächliche Anzahl der unbestimmten Dinoflagellaten-Zysten-Individuen aus Fechners %-Angaben und der Gesamtsumme aller gezählter Dinoflagellaten- Zysten pro Probe zurückgerechnet und diese Anzahl von der Gesamt-Summe der gezählten Dinoflagellaten-Zysten pro Probe abgezogen. Dann erst wurden die %-Anteile der einzelnen Taxa an dieser neuen Gesamtsumme der tatsächlich von FECHNER bestimmten Zysten (=„DO") berechnet. Mit diesen Individuenzahlen haben wir unsere Berechnungsweise (BELOW & KIRSCH 1994) durchgeführt. Das den Berechnungen zugrunde liegende, auf natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen basierende System ist in Abb. 3 zusammen mit den dazugehörenden Codes dargestellt.

Wie wir in KIRSCH & BELOW (im Druck) dargelegt haben, ist es bei der Berechnung der relativen %-Häufigkeiten von Taxa wichtig, neben dem berechneten %-Wert der Häufigkeit

eines Taxons auch das Konfidenzintervall anzugeben innerhalb dessen mit 95%iger Sicherheit der wahre %-Wert liegt. Innerhalb des 95%-Konfidenzintervalls (+/- 2 σ) kann dieser wahre %-Wert sehr vom berechneten %-Wert abweichen. Die Berechnung erfolgte nach der Formel $\sigma = \sqrt{\frac{p(100-p)}{n}}$ (mit n=Gesamtzahl der Dinoflagellatenzysten-Individuen einer übergeordneten Zählgruppe an der die %-Häufigkeiten (die Anteile) der untergeordneten Zählgruppe p berechnet werden und p=errechnete %-Häufigkeit eines Dinoflagellaten-Taxons an n).

Pro Probe wurden auf diese Weise 397 relative %-Häufigkeiten von Taxa an hierarchisch übergeordneten Zählgruppen ermittelt und dann in 397 Kurvendiagrammen dargestellt und analysiert. Davon werden hier 76 Kurven in den Abbildungen 4-24 vorgestellt und im Text beschrieben. Die nicht abgebildeten Kurven zeigen lediglich Einzelvorkommen oder sporadisches Auftreten von Taxa im Profil oder kontinuierliche Präsenz des Taxons in allen Proben mit jeweils sehr niedrigen %-Häufigkeiten ohne erkennbare Beziehung oder gar ausdeutbare Trends in Abhängigkeit vom Verlauf des Transgressions-Ereignisses. Bei anderen nicht dargestellten Kurven sind Aussagen aufgrund eines zu breiten 95%-Konfidenzintervalls nicht sinnvoll.

Hinsichtlich der Darstellung und traditionellen Analyse der %-Häufigkeiten von Gattungen und ausgewählten Dinoflagellaten-Zysten-Arten an der Gesamt-Assoziation der Dinoflagellaten-Zysten aus organischer Substanz („DO") und Diskussion dieser Ergebnisse verweisen wir auf FECHNER (1989, S. 64 ff).

Analyse

Die Assoziationen der Dinoflagellaten-Zysten aus organischer Substanz („DO") im tiefsten Cenoman des Profils Rüthen setzen sich ganz überwiegend aus den drei Familien Gonyaulacaceae („G"), Peridiniaceae („P") und Triadiniaceae („T") zusammen (Abb. 4a, b, c). Nur im Top des Profils werden die Cladopyxidiaceae („C") häufiger (Abb. 4d). Der Anteil der Incertae Sedis mit den Gattungen *Maghrebinia, Rhombodella* und *Wallodinium* ist sehr gering (Abb.4e). Diese Genera treten nur sporadisch in einigen Proben mit einigen wenigen Individuen auf.

1. Die Gonyaulacaceae („G")

Die Familie Gonyaulacaceae ist mit 55%–80%-Häufigkeit an „DO" die deutlich dominierende Familie (Abb.4a). Ein Trend der Häufigkeitszunahme oder Abnahme im Profil ist nicht zu erkennen, wohl aber eine rhythmische, sukzessiv über mehrere aufeinander folgende Proben stattfindende Abnahme zum Minimalwert und erneuter Anstieg zum maximalen %-Häufigkeitswert. Lediglich im Intervall Rn16 bis Rn18 ist ein plötzlicher, starker Abfall der Häufigkeitskurve auf 35% an „DO", dem niedrigsten Wert im gesamten Profil, und ein anschließender ebenso abrupter Anstieg um 40% auf 80% (an „DO") in Rn18 zu erkennen.

1.1. Die „G-S"-Zysten

Die Familie Gonyaulacaceae wird im vorliegendem Material zu 100% vom sexiformen gonyaulacoiden Bautyp („G-S") gebildet, so daß die %-Häufigkeits-Verteilungskurve „G-S" an „DO" der Kurve „G" an „DO" (Abb. 4a) entspricht. Ebenso sind deshalb alle %-Häufigkeits-Kurven von Zählgruppen an „G-S" identisch mit denen an „G".

Innerhalb des sexiformen gonyaulacoiden Bautyps werden die zwei prinzipiell verschiedenen Zystentypen mit S-Sulcus („G-S-S"- Zysten) und mit L-Sulcus („G-S-L"-Zysten) unterschieden (Abb. 5).

Code	Zählgruppe
% DO	Dinoflagellaten-Zysten (det.) aus org. Substanz
% IS	Incertae Sedis
% C	Cladopyxidiaceae
% T	Triadiniaceae
% P	Peridiniaceae
% G	Gonyaulacaceae
% G-S	Gonyaulacaceae-sexiform
% G-S-S	Gonyaulacaceae-sexiform-S/Typ
% G-S-S-prox	Gonyaulacaceae-sexiform-S/Typ-proximat
% G-S-S-prox-areat	Gonyaulacaceae-sexiform-S/Typ-proximat, areat
% G-S-S-prox-monareat	Gonyaulacaceae-sexiform-S-Typ-proximat, nicht areat
% G-S-S-chor	Gonyaulacaceae-sexiform-S/Typ-chorat
% G-S-S-chor-sep	Gonyaulacaceae-sexiform-S/Typ-chorat, septat
% G-S-S-chor-fifo	Gonyaulacaceae-sexiform-S/Typ-chorat, finate Fortsätze
% G-S-S-cin-cav	Gonyaulacaceae-sexiform-S/Typ-cingulocavat
% G-S-L	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ
% G-S-L-pA	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ-praecingulare Archaeopyle
% G-S-L-pA-mO	Gonyaulacaceae-sexeform-L/Typ-praecingulare Archaeopyle-monooperculat/3''
% G-S-L-pA-bOmax	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ-praecingulare Archaeopyle-bioperculat/2'' + 3
% G-S-L-pA-mO-derb	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ-praecingulare Archaeopyle-monooperculat/3'' mit derber, dicker Zystenwand
% G-S-L-pA-mO-sonst.	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ-praecingulare Archaeoopyle-monooperculat/3 '' sonstige
% G-S-L-eA	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ-epizystale Archaeopyle

Abb. 3: Die im Profil auftretenden Gattungen von Dinoflagellatenzysten und die auf biologischer Verwandtschaft basierenden, übergeordneten Zählgruppen unterschiedlicher hierarchischer Klassifikations-Rangstufen, ihre Codierung (Abb. 3a) und ihre Darstellung im Cluster-Diagramm (Abb. 3b).

% G-S-L-aA	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ- apicale Archaeopyle
% G-S-L-aA-sph	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ- apicale Archaeopyle, +/- sphaeroidaler Körper
% G-S-L-aA-sph-accedat	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ- apicale Archaeopyle, +/- sphaeroidaler Körper, accedat
% G-S-L-aA-sph-prox	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ- apicale Archaeopyle, +/- sphaeroidaler Körper, proximat
% G-S-L-aA-sph-proxtec	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ- apicale Archaeopyle, +/- sphaeroidaler Körper, proximat und durch +/- ausgebildetes Tectum z. T. cavat
% G-S-L-aA-cer	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ- apicale Archaeopyle, ceratioidaler Habitus
% G-S-L-aA-cer-cor	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ- apicale Archaeopyle, ceratioidaler Habitus, deutlich cornuat
% G-S-L-aA-cer-lent	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ- apicale Archaeopyle, ceratioidaler Habitus, lenticular d/v abgeplattet
% G-S-L-aA-cer-lent-tec	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ- apicale Archaeopyle, ceratioidaler Habitus, lenticular d/v abgeplattet, mit Tectum
% G-S-L-aA-cer-lent-nontec	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ- apicale Archaeopyle, ceratioidaler Habitus, lenticular d/v abgeplattet, ohne Tectum
% G-S-L-aA-elo	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ- apikale Archaeopyle, elongater Habitus
% P-aAiAcomb.	Peridiniaceae, apicale Archaeopyle mit interkalarer Archaeopyle combiniert
% P-transA	Peridiniaceae, transapikale Archaeopyle
% T-pA	Triadiniaceae, praecingulare Archaeopyle
% T aA	Triadiniaceae, apicale Archaeopyle
% T-aA-accedat	Triadiniaceae, apicale Archaeopyle, accedat
% T-aA-areat	Triadiniaceae, apicale Archaeopyle, areat

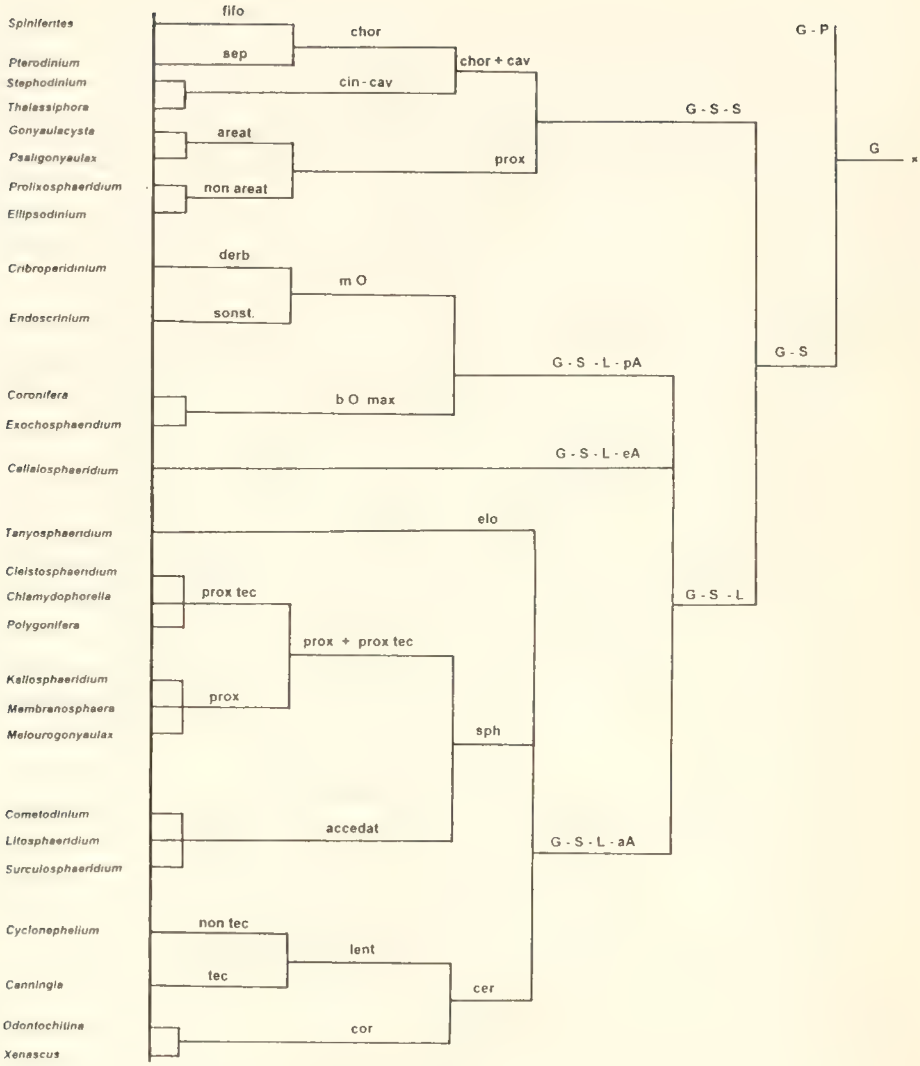
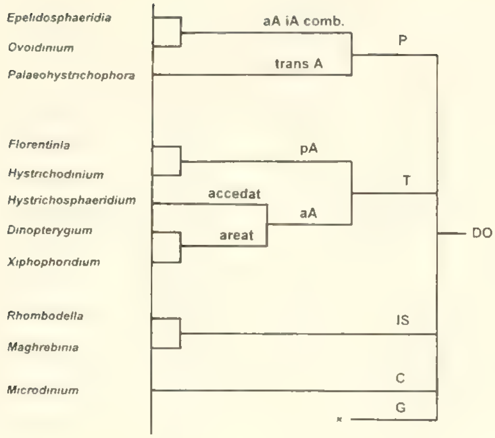


Abb. 3: (Fortsetzung) Die im Profil auftretenden Gattungen von Dinoflagellatenzysten und die auf biologischer Verwandtschaft basierenden, übergeordneten Zählgruppen unterschiedlicher hierarchischer Klassifikations-Rangstufen, ihre Codierung (Abb. 3a) und ihre Darstellung im Cluster-Diagramm (Abb. 3b).



1.1.1. Die „G-S-S"-Zysten

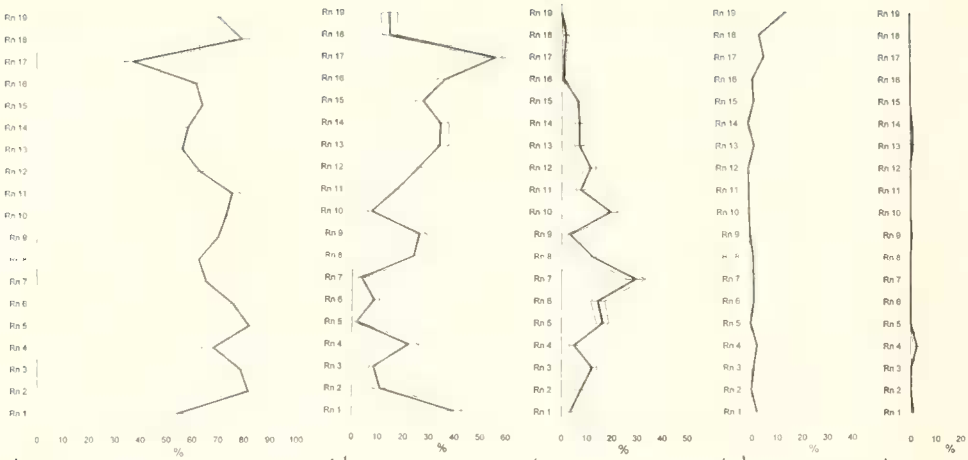
Rhythmische, sukzessiv über mehrere aufeinander folgende Proben erkennbare Zunahme und Abnahme ihrer %-Häufigkeiten an „G" findet bei den „G-S-S"-Zysten und „G-S-L"-Zysten statt (Abb. 5b, d). Dieser rhytmischen Oszillation ist nun aber ein deutlicher Trend der Häufigkeitszunahme der „G-S-S"-Zysten an „G" um 30%–40% (Abb. 5b) überlagert. Dabei sind im Intervall Rn1 bis Rn7 (und auch noch einmal in Rn19) die „G-S-S"-Zysten innerhalb der Gonyaulacaceae jedoch seltener als die „G-S-L"-Zysten. Im Intervall Rn9 bis Rn18 aber ist es umgekehrt.

1.1.1.1. Die choraten „G-S-S"-Zysten

Abb. 6c zeigt, daß der chorate Bautyp innerhalb der „G-S-S"-Zysten mit 95% bis 100% gegenüber dem selteneren proximaten Bautyp (Abb. 6b) und dem nur sporadisch auftretenden cavaten Bautyp (Abb. 6a) vorherrscht. Lediglich in der Probe Rn4 geht die %-Häufigkeit der choraten „G-S-S"-Zysten an der übergeordneten „G-S-S"-Zählgruppe auf 80% zurück. Dafür erreichen in Probe Rn4 die proximaten „G-S-S"-Zysten fast 20% an der übergeordneten „G-S-S"-Zählgruppe. Wegen dieser Übermacht des choraten Bautyps innerhalb der „G-S-S"-Zysten entspricht die %-Häufigkeits-Kurve „G-S-S" an „G" (Abb. 5b) weitgehend der Kurve „G-S-S-chor" an „G" (Abb. 6d) und die Kurve der %-Häufigkeiten von „G-S-S" an „DO" (Abb. 5a) der Kurve „G-S-S-chor" an „DO" (Abb.6e). Das wiederum bedeutet: der deutliche Trend der %-Häufigkeitszunahme der „G-S-S"-Zysten an der übergeordneten „G"-Zählgruppe im Profil ist durch die Zunahme der choraten „G-S-S"-Zysten bedingt.

Von den „G-S-S-chor"-Zysten wurden im Profil Rüthen nur die Gattungen *Spiniferites* und *Pterodinium* von Fechner beobachtet. Da *Spiniferites* (Abb. 7) zu 100% die übergeordnete Zählgruppe „G-S-S-chor-fifo" und *Pterodinium* (Abb. 8) zu 100% die übergeordnete Zählgruppe „G-S-S-chor-sep" aufbaut, sind die folgenden %-Häufigkeitskurven identisch: *Spiniferites* an „G-S-S-chor" und „G-S-S-chor-fifo" an „G-S-S-chor", *Spiniferites* an „G-S-S" und „G-S-S-chor-fifo" an „G-S-S", *Spiniferites* an „G" und „G-S-S-chor-fifo" an „G", *Spiniferites* an „DO" und „G-S-S-chor-fifo" an „DO", *Pterodinium* an „G-S-S-chor" und „G-S-chor-sep" an „G-S-S-chor", *Pterodinium* an „G-S-S" und „G-S-S-chor-sep" an „G-S-S", *Pterodinium an* „G" und „G-S-S-chor-sep" an „G", *Pterodinium an* „DO" und „G-S-S-chor-sep" an „DO".

Spiniferites ist mit 20%-50% relativer Häufigkeit an „DO" (Abb. 7a) in den meisten Proben eine sehr häufige Gattung, oft sogar die häufigste Gattung, zeigt aber nur einen sehr schwachen



4 a 4 b 4 c 4 d 4 e

Abb. 4: Relative %-Häufigkeiten der Gonyaulacaceae (Abb. 4a), Peridiniaceae (Abb. 4b), Triadiniaceae (Abb. 4c), Cladopyxidiaceae (Abb. 4d) und der Sammelgruppe Incertae Sedis (Abb. 4e) an der gesamten Sporopollenin-Dinoflagellatenzysten Menge („DO").

Trend der %-Häufigkeits-Zunahme im Profilverlauf. Dagegen liegen die %-Häufigkeiten von *Pterodinium* an „DO" niedrig (Abb. 8a). *Pterodinium* erreicht maximal 7% an „DO", fehlt aber auch in einigen Proben. Zum Hangenden ist eine schwache, aber deutliche Häufigkeitszunahme an „DO" zu erkennen (Abb. 8a).

Die relativen Häufigkeiten sowohl von *Spiniferites* als auch von *Pterodinium* an „G" nehmen zum Hangenden hin stetig zu (Abb. 7b, 8b). Bei *Spiniferites* folgt diesem Anstieg aber ein Rückgang um fast 35% von Rn18 nach Rn19.

Spiniferites ist gegenüber *Pterodinium* die mit zwischen 80% und 100% innerhalb der Zysten mit „G-S-S"- und „G-S-S-chor"-Bautyp eindeutig dominierende Gattung (vergleiche Abb. 7c mit Abb. 8c und Abb. 7e mit Abb. 8e). Während jedoch die %-Häufigkeit von *Spiniferites* an den übergeordneten Zählgruppen „G-S-S" und „G-S-S-chor" zum Hangenden abnimmt, wird *Pterodinium* innerhalb der „G-S-S"-Zysten und der „G-S-S-chor"-Zysten zum Hangenden entsprechend häufiger und erreicht in Rn19 schließlich 18% an den „G-S-S"-Zysten (Abb. 8c). In neogenen und quartären Sedimenten wird die Gattung *Impagidinium* (der Tertiär-Nachfahre des kreidezeitlichen *Pterodinium*) als Hinweis auf nährstoffärmere, landfernere, offen-marine Bedingungen gewertet. Das würde im vorliegenden Fall mit der Annahme zunehmender Küstenentfernung mit fortschreitender Transgression übereinstimmen.

Andere Gattungen mit „G-S-S"-Bauplan wie *Ellipsoidinium, Prolixosphaeridium, Stephodinium* und *Psaligonyaulax* treten nur selten in einigen Proben und dann mit sehr niedriger %-Häufigkeit sowohl an „DO" als auch an „G-S-S" auf. Diese sporadische Verteilung läßt keinerlei Zusammenhang mit den vermuteten paläoökologischen Veränderungen während des Transgressions- Ereignisses erkennen. Lediglich *Gonyaulacysta* ist zumindest in der Hälfte der Proben und dann auch mit etwas höheren %-Werten an „G-S-S" vertreten (Abb. 9).

1.2. Die „G-S-L"-Zysten

Wie bei den „G-S-S"-Zysten findet auch bei den „G-S-L"-Zysten eine rhythmische, sukzessive Zunahme und Abnahme der %-Häufigkeiten an „G" über mehrere aufeinander folgende Proben statt (Abb. 5d). Dieser rhythmischen Oszillation ist nun aber ein deutlicher

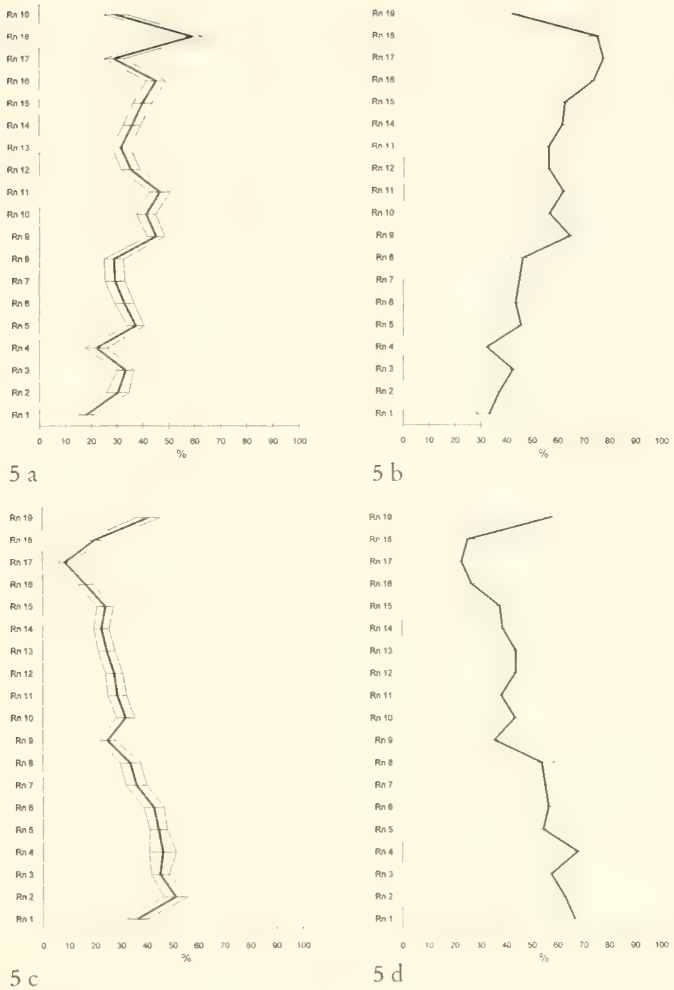
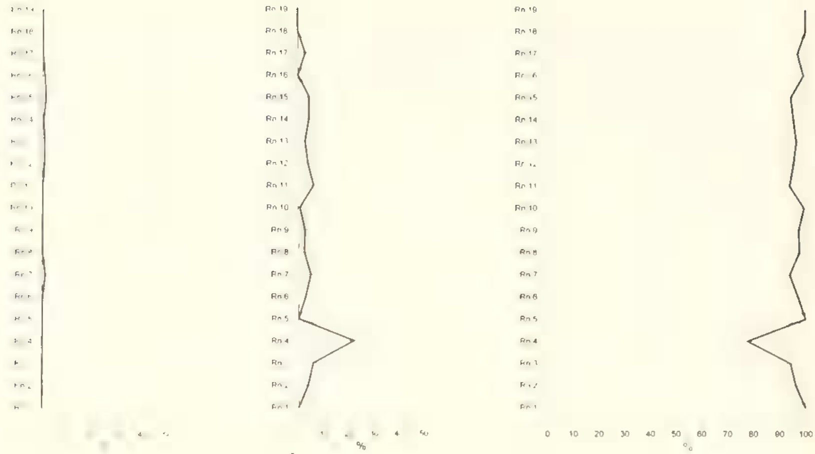


Abb. 5: Relative %-Häufigkeiten der „G-S-S“-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „DO“ (Abb.5a) und „G“ (Abb. 5b), und relative %-Häufigkeiten der „G-S-L“-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „DO“ (Abb. 5c) und „G“ (Abb. 5d).

Trend der Häufigkeitsabnahme der „G-S-L“-Zysten an „G“ um immerhin 30% bis 40% überlagert. Im Intervall Rn1 bis Rn7 (und auch noch einmal in Rn19) sind die „G-S-L“-Zysten innerhalb der Gonyaulacaceae häufiger als die „G-S-S“-Zysten. Im Intervall Rn9 bis Rn18 aber ist es umgekehrt.

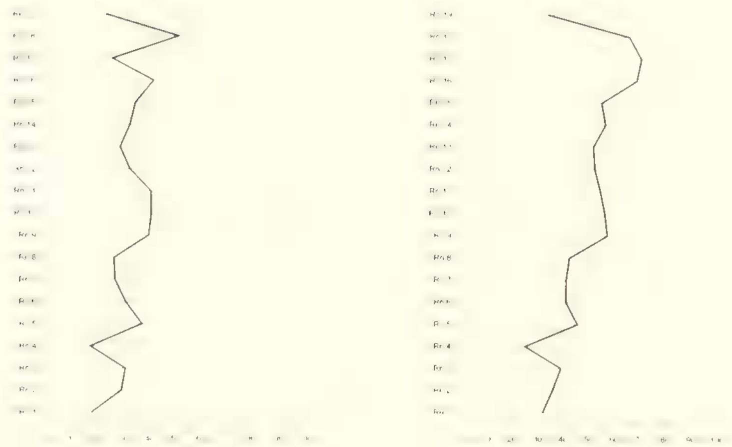
1.2.1. Die „G-S-L“-Zysten mit apikaler Archaeopyle

Dieser Trend der %-Häufigkeitsabnahme des „G-S-L“-Zystentyps an „G“ (Abb. 5d) und an „DO“ (Abb. 5c) entspricht weitgehend der Verteilung der „G-S-L“-Zysten mit apikaler Archaeopyle an „G“ und an „DO“ (Abb. 10a, b). Dieser Bautyp dominiert mit 60% bis 85% Häufigkeit an „G-S-L“ (Abb. 10c) gegenüber den „G-S-L“-Zysten mit praecingularer Archaeopyle (Abb. 17) und den „G-S-L“-Zysten mit epizystaler Archaeopyle (Abb. 20). In Rn4 bildet dieser gonyaulacoide Bautyp mit apikaler Archaeopyle die „G-S-L“-Gruppe



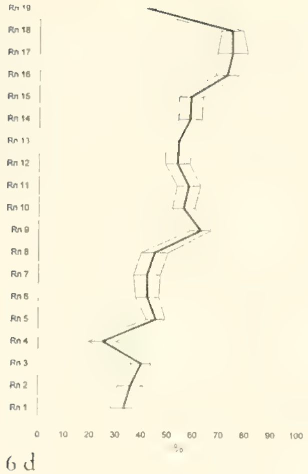
6 a 6 b 6 c

Abb. 6: Relative %-Häufigkeiten der „G-S-S-cin-cav"-Zysten an der übergeordneten Zählgruppe „G-S-S" (Abb. 6a); relative %-Häufigkeiten der „G-S-S-prox"-Zysten an der übergeordneten Zählgruppe „G-S-S" (Abb. 6b); relative %-Häufigkeiten der „G-S-S-chor"-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „G-S-S" (Abb. 6c), „G" (Abb. 6d) und „DO" (Abb. 6e).



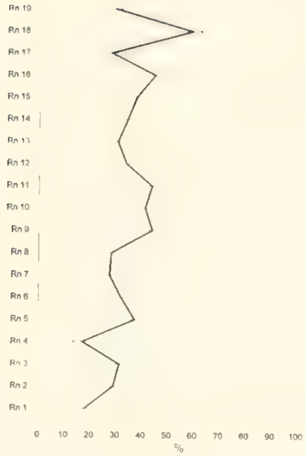
7 a 7 b

Abb. 7: Relative %-Häufigkeiten der Gattung *Spiniferites* an den übergeordneten Zählgruppen „DO" (Abb. 7a), „G" (Abb. 7b), „G-S-S" (Abb. 7c) und „G-S-S-chor" (Abb. 7d).



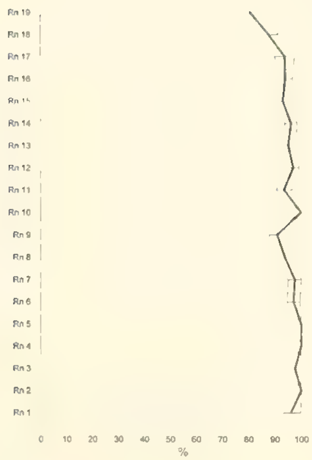
Rn 19
Rn 18
Rn 17
Rn 16
Rn 15
Rn 14
Rn 13
Rn 12
Rn 11
Rn 10
Rn 9
Rn 8
Rn 7
Rn 6
Rn 5
Rn 4
Rn 3
Rn 2
Rn 1
0 10 20 30 40 50 60 70 80 90 100
%

6 d



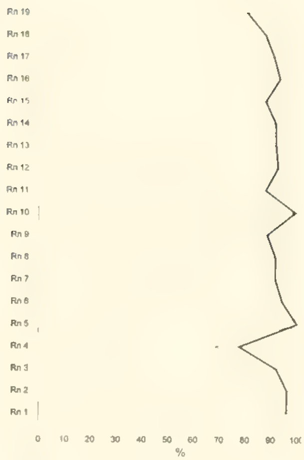
Rn 19
Rn 18
Rn 17
Rn 16
Rn 15
Rn 14
Rn 13
Rn 12
Rn 11
Rn 10
Rn 9
Rn 8
Rn 7
Rn 6
Rn 5
Rn 4
Rn 3
Rn 2
Rn 1
0 10 20 30 40 50 60 70 80 90 100
%

6 e



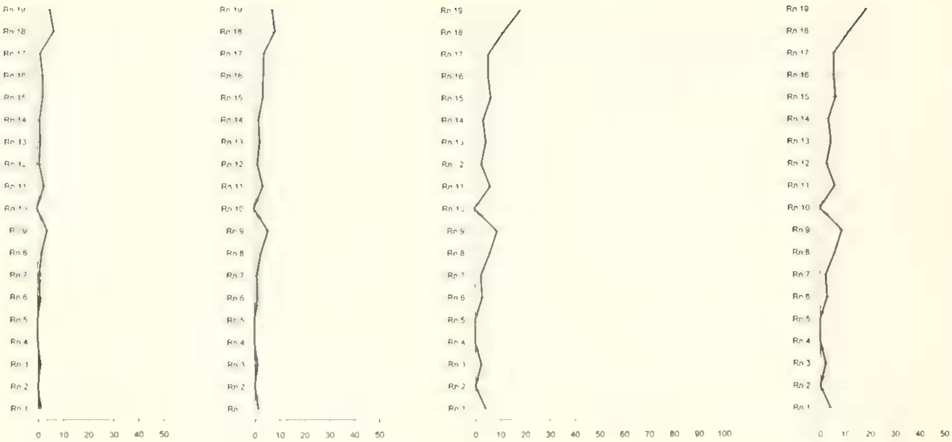
Rn 19
Rn 18
Rn 17
Rn 16
Rn 14
Rn 13
Rn 12
Rn 11
Rn 10
Rn 9
Rn 8
Rn 7
Rn 6
Rn 5
Rn 4
Rn 3
Rn 2
Rn 1
0 10 20 30 40 50 60 70 80 90 100
%

7 c



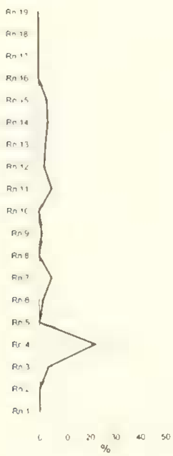
Rn 19
Rn 18
Rn 17
Rn 16
Rn 15
Rn 14
Rn 13
Rn 12
Rn 11
Rn 10
Rn 9
Rn 8
Rn 7
Rn 6
Rn 5
Rn 4
Rn 3
Rn 2
Rn 1
0 10 20 30 40 50 60 70 80 90
%

7 d



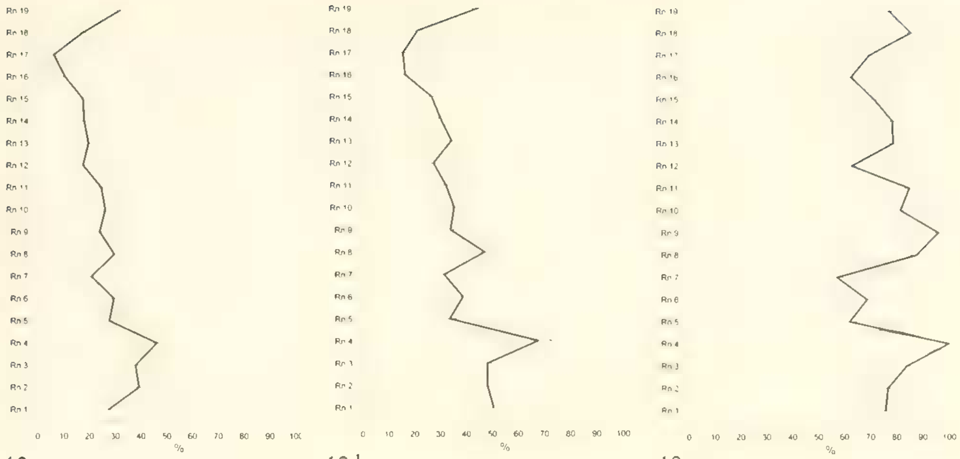
8 a 8 b 8 c 8 d

Abb. 8: Relative %-Häufigkeiten der Gattung *Pterodinium* an den übergeordneten Zählgruppen „DO“ (Abb. 8a), „G“ (Abb. 8b), „G-S-S“ (Abb. 8c) und „G-S-S-chor“ (Abb. 8d).



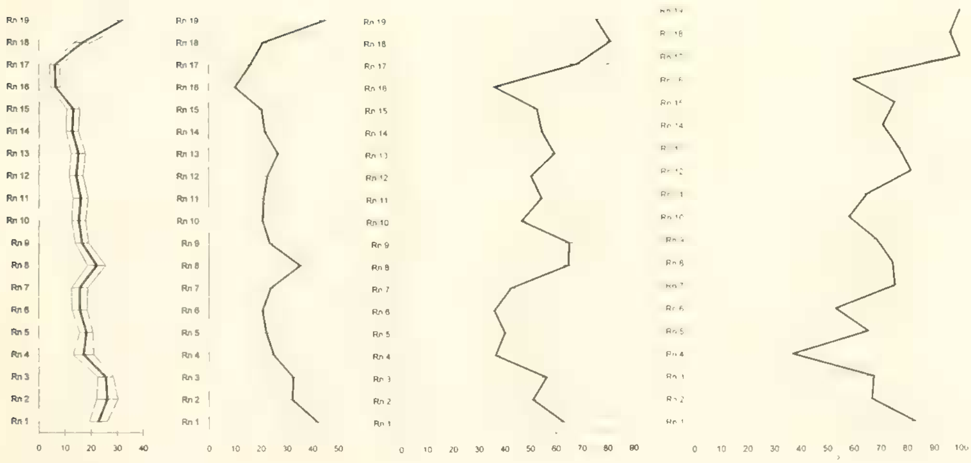
9

Abb. 9: Relative %-Häufigkeiten der Gattung Gonyaulacysta an der übergeordneten Zählgruppe „G-S-S“.



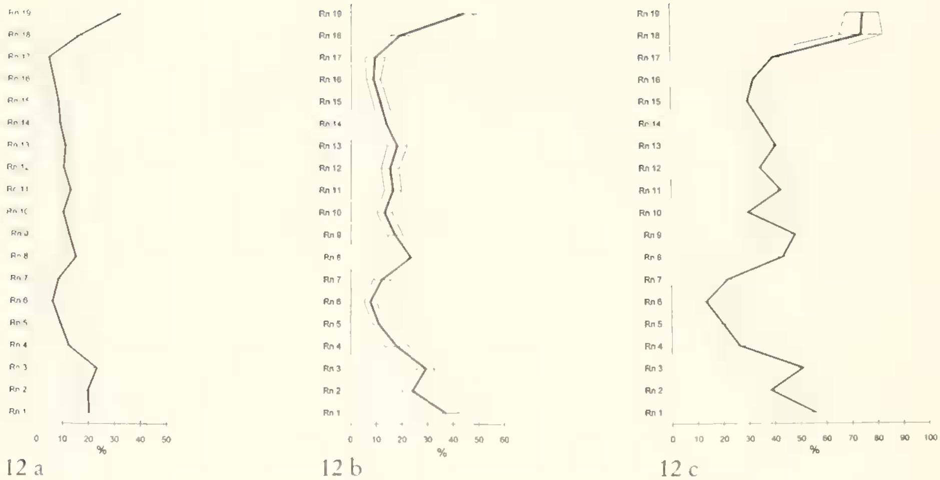
10 a 10 b 10 c

Abb. 10: Relative %-Häufigkeiten der „G-S-L-aA“-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „DO“ (Abb. 10a), „G“ (Abb. 10b) und „G- S-L“ (Abb. 10c).



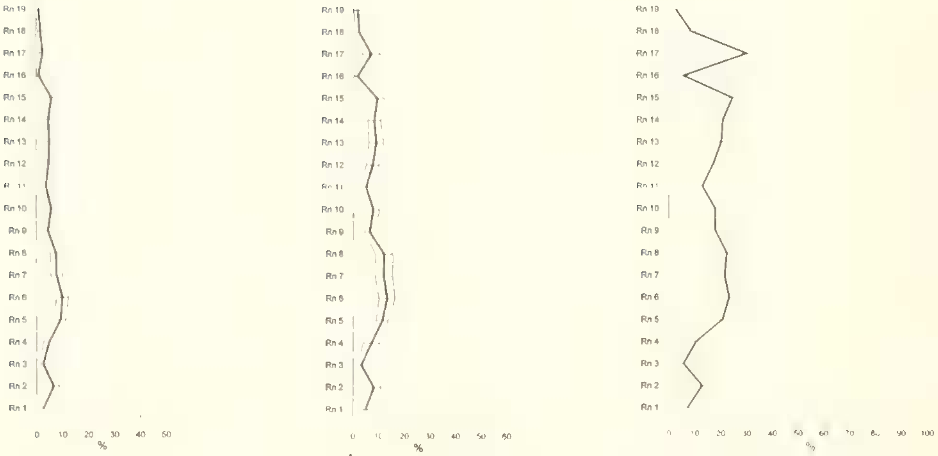
11 a 11 b 11 c 11 d

Abb. 11: Relative %-Häufigkeiten der „G-S-L-aA-sph“-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „DO“ (Abb.11a), „G“ (Abb. 11b), „G-S-L“ (Abb. 11c) und „G-S-L-aA“ (Abb. 11d).



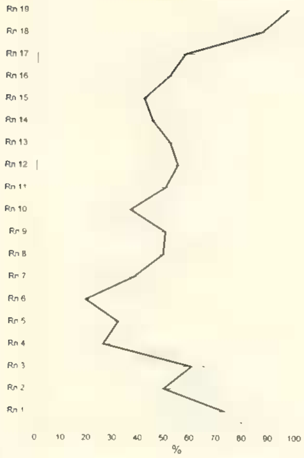
12 a 12 b 12 c

Abb. 12: Relative %-Häufigkeiten der „G-S-L-aA-prox+proxtec"-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „DO" (Abb. 12a), „G" (Abb. 12b), „G-S-L" (Abb. 12c), „G-S-L-aA" (Abb. 12d) und „G-S-L-aA- sph" (Abb. 12e)

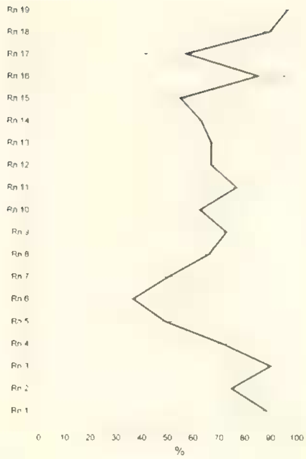


13 a 13 b 13 c

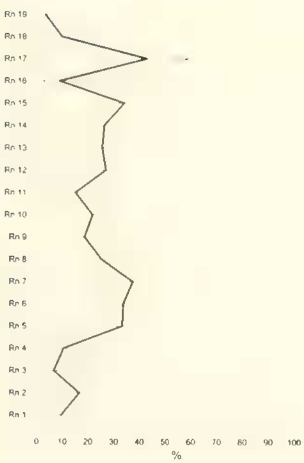
Abb. 13: Relative %-Häufigkeiten der „G-S-L-aA-sph-accedat"-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „DO" (Abb.13a), „G" (Abb.13b), „G-S-L" (Abb.13c), „G-S-L-aA" (Abb.13d), „G-S-L-aA-sph" (Abb.13e).



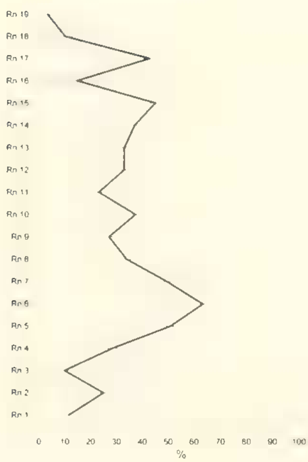
12 d



12 e



13 d



13 e

sogar zu 100%. Damit ist der über weite Intervalle hin sehr ähnliche Verlauf der Kurven von „G-S-L" an „DO" (Abb. 5c) und „G-S-L-aA" an „DO" (Abb. 10a) sowie von „G-S-L" an „G" (Abb. 5d) und „G-S-L-aA" an „G" (Abb. 10b) zu erklären. Alle diese Häufigkeitsverteilungskurven zeigen im Profilabschnitt Rn1 bis Rn17 zunächst stetige Abnahme und steigen im Intervall Rn18 und Rn19 wieder an.

Innerhalb der „G-S-L"-Zysten mit apikaler Archaeopyle können wir drei typische Habitus des Zystenkörpers unterscheiden: 1) sphaeroidaler Habitus, 2) ceratioidaler Habitus und 3) elongater Habitus.

Von elongaten Zysten der „G-S-L-aA"-Gruppe fand FECHNER (1989) in Rüthen nur die Gattung *Tanyosphaeridium* und auch nur mit maximal 1,5% Häufigkeit an „DO".

Demgegenüber sind die beiden anderen Gruppen wesentliche Elemente der Dinoflagellaten-Assoziationen aus dem Unter-Cenoman von Rüthen, wobei die %-Häufigkeit von „G-S-L-aA-sph" an „DO", an „G", an „G-S-L" und an „G-S-L-aA" immer über der von „G-S-L-aA-cer" an „DO", an „G" und an „G-S-L" liegt (vergleiche Abb.11 mit Abb.14).

1.2.1.1. Die „G-S-L-aA"-Zysten mit sphaeroidalem Habitus

Die %-Häufigkeitsverteilung von „G-S-L-aA-sph" an „DO" (Abb.11a) erlaubt eine Zweiteilung des Profils, da die %-Häufigkeit von der Basis zum Hangenden zunächst stetig bis Rn16 um etwas mehr als die Hälfte abnimmt, dann aber im Top, im Intervall Rn16–Rn19, ebenso konstant wieder zunimmt. Dabei wird in Rn19 die maximale %-Häufigkeit von „G-S-L-aA-sph" an „G" (Abb. 11b) und „DO" (Abb. 11c) erreicht. Über das gesamte Profil gemittelt zeigt sich deshalb kein einheitlicher Trend in dieser Häufigkeitsentwicklung parallel zur vorstoßenden Transgression, weil eine Veränderung paläoozeanographischer Parameter eine Umkehr der Häufigkeitsentwicklung etwa ab Rn16 bedingte.

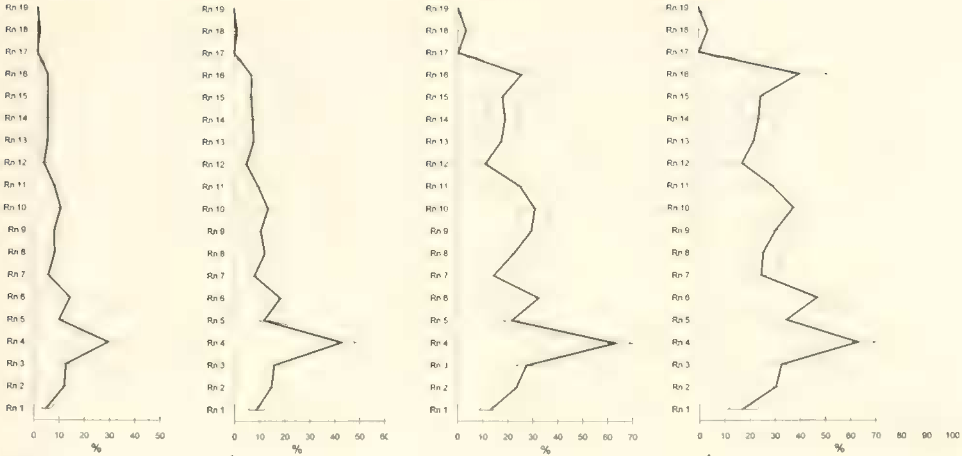
Die %-Häufigkeiten von „G-S-L-aA-sph" an „G-S-L" oszillieren ohne erkennbaren Entwicklungstrend von der Basis des Profils bis Rn16 zwischen 35%–65%, steigen im Intervall Rn16-Rn19 jedoch plötzlich auf das Doppelte an (Abb. 11c).

Die %-Häufigkeiten von „G-S-L-aA-sph" an der übergeordneten Zählgruppe „G-S-L-aA" zeigen einen deutlichen Trend der Häufigkeitszunahme im Intervall Rn4–Rn19 (Abb. 11d).

1.2.1.1.1. Die „G-S-L-aA-sph-prox+proxtec"-Zysten

Zu den %-Häufigkeitskurven der „G-S-L-aA-sph"-Zysten fast kongruenter Kurvenverlauf gilt für die %-Häufigkeiten des Subbautyps der „G-S-L-aA-sph-prox+proxtec"-Zysten (vergleiche Abb. 12 mit Abb. 11). Zu diesem Bautyp zählen wir kleine, sphaeroidale Zysten, die areat oder nonareat sind und auch einen mehr oder weniger dichten Besatz mit niedrigen Fortsätzen haben können. Über diesen Fortsätzen kann sich partiell, oder die gesamte Zyste einhüllend, ein Tectum entwickeln. Die Reduktion der das Tectum tragenden Fortsätze ist möglich, was zu Zysten mit Pericoelen oder cavaten Zysten führt. Oder das Tectum liegt partiell dem Pedium auf und stützt und trägt sich somit selber. Alveolen zwischen Pedium und undulierendem Tectum geben der Zystenwand dann eine blasige Struktur. Diese sehr weite Variation im Zysten-Wandbau führte in der bisherigen Klassifikation zu einer extremen Aufsplittung in eine Vielzahl von Gattungen. Die folgenden, von FECHNER (1989) bestimmten Gattungen zählen hierzu:

- *Kallosphaeridium* bleibt unter 1,5% an „DO" in Rn2, Rn5, Rn16;
- *Meiourogonyaulax* tritt nur in Rn3 mit 0,2% an „DO" auf;
- *Membranosphaera* fand FECHNER in mehreren Proben (Rn1, Rn2, Rn3, Rn14 und Rn19). In der hangendsten Probe des Profils bloomt *Membranosphaera* mit immerhin 15% an „DO",



14 a 14 b 14 c 14 d

Abb. 14: Relative %-Häufigkeiten der „G-S-L-aA-cer“-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „DO“ (Abb.14a), „G“ (Abb.14b), „G-S-L“ (Abb.14c) und „G-S-L-aA“ (Abb. 14d).

bleibt ansonsten aber unter 2% an „DO“. Diese plötzliche Häufigkeit von *Membranosphaera* in Rn19 bedingt sogar den markanten Anstieg der %-Häufigkeits-Kurven „G-S-L-aA-sph-prox+proxtec“ und „G-S-L-aA-sph“ an „DO“, an „G“ und an „G-S-L-aA“, sowie von „G-S-L-aA-sph-prox+proxtec“ an „G-S-L-aA-sph“;

- *Polygonifera* tritt nur sporadisch auf und bleibt dann unter 1% an „DO“;
- dagegen kommen die Genera *Cleistosphaeridium* und *Chlamydophorella* durchgehend im Profil vor, dann jedoch ohne Trend in der Häufigkeitsverteilung, die stark oszilliert. *Cleistosphaeridium* kann aber sehr leicht bei Rückbildung des Tectums aus dem *Chlamydophorella*-Bautyp „entstehen“. Faßt man deshalb beide Gattungen zu einem natürlichen Taxon zusammen, ergibt sich für dieses *Cleistosphaeridium+Chlamydophorella* Taxon eine Verteilungskurve, die im wesentlichen mit der „G-S-L-aA-prox+proxtec“-Häufigkeitskurve zumindest für den Abschnitt Rn1- Rn18 übereinstimmt. Dies bedeutet, daß die proximaten und tectaten „G-S-L-aA“-Zysten mit sphaeroidalem Habitus fast ausschließlich aus *Cleistosphaeridium* und *Chlamydophorella* gebildet werden. Bei Rn19 ist zu der *Chlamydophorella+Cleistosphaeridium*-Summe noch die dort bloomende *Membranosphaera* zu addieren um Übereinstimmung mit der „G-S-L-aA-sph-prox+ proxtec“-Kurve zu erreichen (Abb.12). Die %-Häufigkeiten dieser Gruppe an den übergeordneten Zählgruppen „DO“ (Abb.12a) und an „G“ (Abb. 12b) zeigen die auch von der %-Häufigkeitskurve der „G-S-L-aA-sph“ an „DO“ (siehe S. 22) bekannte Zweiteilung des Profils mit stetiger Abnahme von der Basis bis zur Probe Rn16 und Rn17 und dann einen raschen Anstieg auf Maximalwerte im Profil.

Die %-Häufigkeiten der Gruppe an „G-S-L“ (Abb. 12c) bleiben recht konstant. Erst ab Rn15 ist eine starke Zunahme zu erkennen. Bei den %-Häufigkeiten von „G-S-L-aA-sph-prox+proxtec“ an „G-S-L-aA“ und an „G-S-L-aA-sph“ ist ab Rn16 ein deutlicher Trend steigender %-Werte zum Top um bis zu 70% zu erkennen (Abb. 12d,e).

1.2.1.1.2. Die accedaten „G-S-L-aA-sph“-Zysten

In jeder Probe treten die accedaten „G-S-L“-Zysten mit apikaler Archaeopyle *Litosphaeridium*, *Cometodinium* und *Surculosphaeridium* auf, jedoch mit gleichbleibend niedrigen %-Gehalten an „DO“ und an „G“. Auch wenn man sie zur Zählgruppe „G- S-L-aA-

sph-accedat“ zusammenfaßt, bleibt diese Gruppe unter 10% an „DO“ (Abb.13a) und unter 13% an „G“. Auch ihre %-Häufigkeit an „G-S-L“ (Abb. 13c), an „G-S-L-aA“ (Abb.13d) und an „G-S-L-aA-sph“ (Abb. 13e) liegt immer deutlich unter der %-Häufigkeit der nahe verwandten „G-S-L-aA-sph-prox+proxtec“-Gruppe an „G-S-L“, an „G-S-L-aA“ und an „G-S-L-aA-sph“ (vergleiche Abb. 12 mit Abb. 13). Das bedeutet, von den „G-S-L“-Zysten mit apikaler Archaeopyle und sphaeroidalem Habitus sind die großen Zysten mit langen Fortsätzen in dieser Transgressionsfazies generell seltener als die kleinen, massiven proximaten Zysten, die ab Rn6 mit fortschreitender Transgression sogar noch stark an Häufigkeit zunehmen.

1.2.1.2. Die „G-S-L-aA“-Zysten mit ceratioidalem Habitus

Die zweithäufigste Subgruppe der „G-S-L“-Zysten mit apikaler Archaeopyle sind nach den Zysten mit sphaeroidalem Habitus die Zysten mit ceratioidalem Habitus, deren %-Häufigkeit an allen übergeordneten Gruppen („DO“, „G“, „G-S-L“, „G-S-L-aA“) während des Transgressionsevents zum Hangenden abnimmt. In Rn17 und Rn19 fehlen sie (Abb. 14).

1.2.1.2.1. Die lenticularen „G-S-L-aA-cer“-Zysten

Deutlich und vor allem gleichmäßig ist der Trend der %-Häufigkeitsabnahme besonders bei den ceratioidalen Zysten mit dorsoventral abgeplattetem Zystenkörper an „DO“, an „G“, an „G-S-L“, an „G-S-L-aA“ und an „G-S-L-aA-cer“ (Abb. 15).

Hierzu gehören die von Fechner (1989) beobachteten Gattungen *Cyclonephelium* und *Canningia*. *Canningia* aber ist mit 2% an „DO“ in Rn1 und weniger als 1% in Rn2, Rn3, Rn5, Rn8, Rn14 derart selten, daß die *Cyclonephelium* %-Häufigkeitskurve (und die der Gruppe „G-S-L-aA-cer-lent-nontec“ mit *Cylonephelium* als einziger Gattung) nahezu identisch mit der Kurve der Abb.15 verläuft. Lediglich in Rn1, wo *Cyclonephelium* fehlt, wird die „G-S-L-aA-cer-lent“-Gruppe komplett aus *Canningia* (2% an „DO“) gebildet.

1.2.1.2.2. Die cornuaten „G-S-L-aA-cer“-Zysten

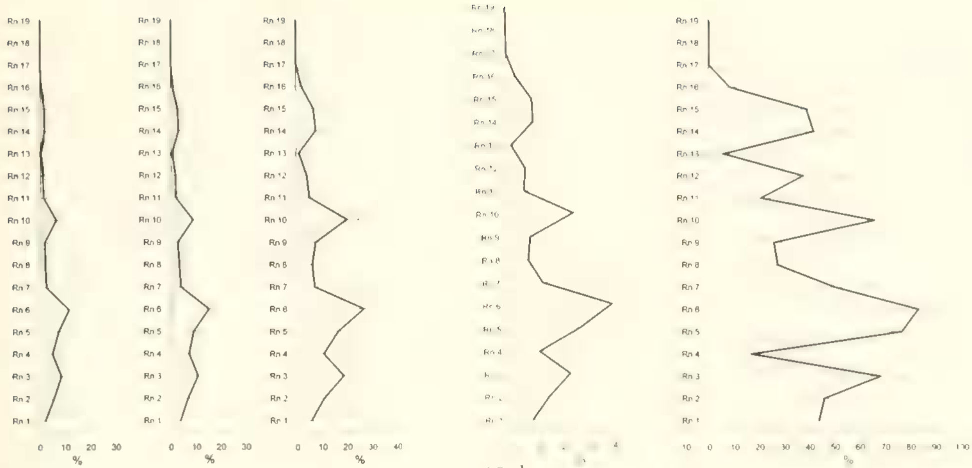
Auch der cornuate Bautyp der ceratioidalen Gonyaulacaceae mit L-Sulcus und apikaler Archaeopyle nimmt, wenn auch sehr ungleichmäßig, zum Hangenden ab (Abb. 16). Diese Kurven entsprechen nahezu der %-Häufigkeitsverteilung der Gattung *Odontochitina*, da die zweite von Fechner (1989) bestimmte Gattung cornuater Gonyaulacaceae, *Xenascus*, nur in Rn8 mit lediglich 2 Exemplaren auftritt.

Der Anteil der cornuaten Zysten innerhalb des ceratioidalen Bautyps (Abb. 16e) ist gemittelt höher als derjenige der lenticularen ceratioidalen Zysten (Abb. 15e). Während der Anteil cornuater ceratioidaler Zysten im Profil zum Hangenden stark oszillierend ansteigt, fällt der Anteil der „G-S-L-aA-cer-lent“-Zysten an „G-S-L-aA-cer“ stark oszillierend, aber deutlich, zum Hangenden ab (vergleiche Abb.15e mit Abb.16e).

1.2.2. Die „G-S-L“-Zysten mit praecingularer Archaeopyle

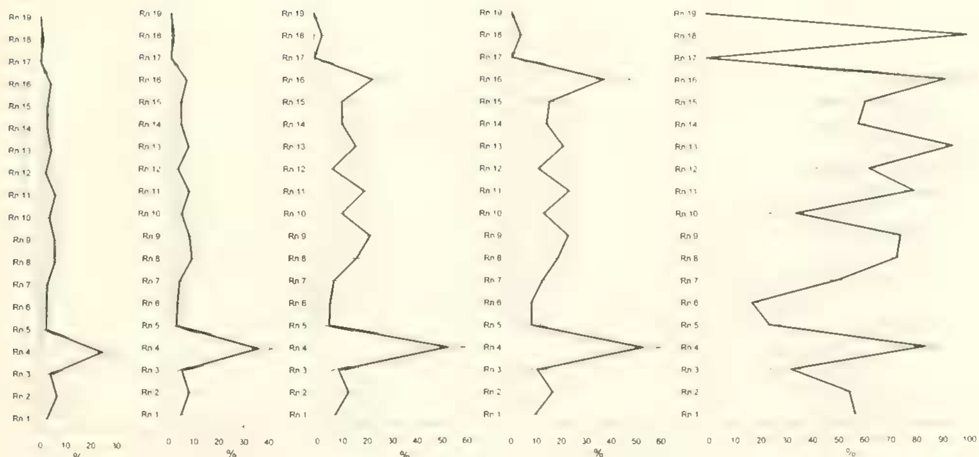
Die „G-S-L“-Zysten mit praecingularer Archaeopyle sind in allen Proben seltener als die „G-S-L“-Zysten mit apikaler Archaeopyle (vergleiche Abb.17 mit Abb.10). In Rn4 fehlen sie sogar. Diese „G-S-L-pA“-Gruppe erreicht maximal um 15% an „DO“ (Abb.17a), 22% an „G“ (Abb. 17b) und 40% an „G-S-L“ (Abb. 17c). Die %-Häufigkeitsverteilung oszilliert stark aber ohne Trend.

Von den von Fechner (1989) bestimmten Gattungen dieses Bautyps *Coronifera, Cribroperidinium, Endoscrinium* und *Exochosphaeridium* sind *Coronifera* (Rn4 und Rn12 mit 0,25% von „DO“) und *Endoscrinium* (Rn1, Rn3, Rn8, Rn9, Rn10, Rn18 unter 1% von „DO“, Rn19 aber 4,5% von „DO“) sehr selten. Die %-Häufigkeitsverteilungen der Abb.17 basieren



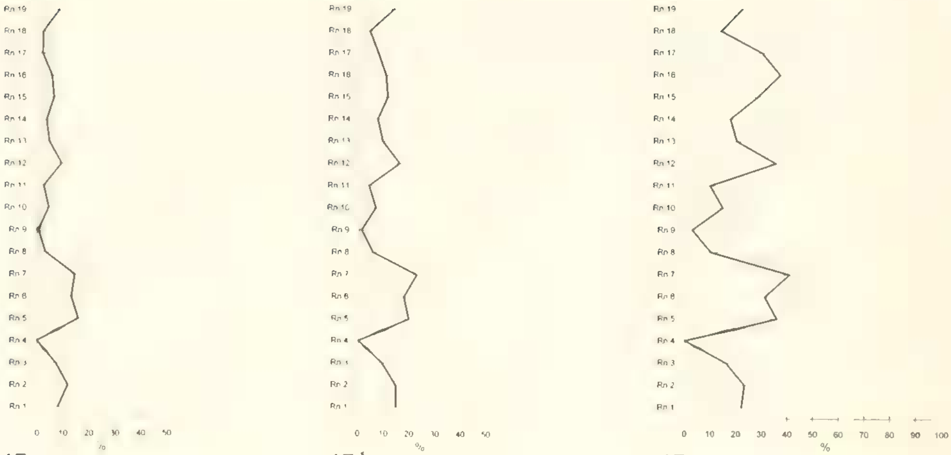
15 a 15 b 15 c 15 d 15 e

Abb. 15: Relative %-Häufigkeiten der „G-S-L-aA-cer-lent"-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „DO" (Abb.15a), „G" (Abb. 15b), „G-S-L" (Abb. 15c), „G-S-L-aA" (Abb. 15d) und „G-S-L-aA-cer" (Abb. 15e).



16 a 16 b 16 c 16 d 16 e

Abb. 16: Relative %-Häufigkeiten der „G-S-L-aA-cer-cor"-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „DO" (Abb.16a), „G" (Abb. 16b), „G- S-L" (Abb.16c), „G-S-L-aA" (Abb. 16d), und „G-S-L-aA-cer" (Abb. 16e).



17 a 17 b 17 c

Abb. 17: Relative %-Häufigkeiten der „G-S-L-pA"-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „DO" (Abb. 17a), „G" (Abb. 17b) und „G- S-L" (Abb. 17c).

also nahezu vollständig aus der Summierung der *Exochosphaerdium-* und *Cribroperidinium-*Gehalte. Die %-Häufigkeitsverteilungskurven von *Cribroperidinium* (Abb.18) und *Exochosphaeridium* (Abb.19) zeigen keinen gerichteten Trend. Das dicht bestachelte, proximochorate *Exochosphaeridium* ist jedoch in diesem Transgressions-Event häufiger als das derbe, robuste, proximate *Cribroperidinium* (vergleiche Abb. 18d mit Abb.19d).

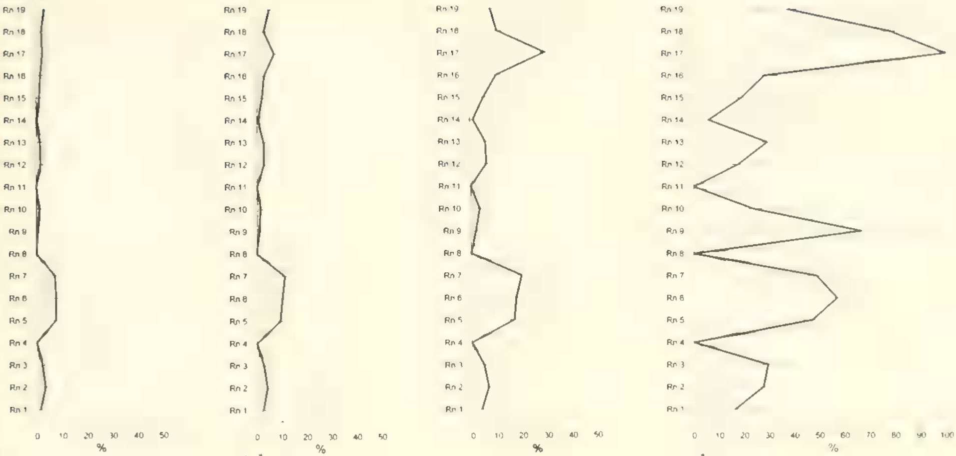
1.2.3. Die „G-S-L"-Zysten mit epizystaler Archaeopyle

Die „G-S-L"-Zysten mit epizystaler Archaeopyle, von denen im Unter-Cenoman von Rüthen nur *Callaiosphaeridium asymmetricum* auftritt, sind ein seltenes Element der Dinoflagellaten-Zysten-Assoziationen und fehlen auch in mehreren Proben. Dieser Bautyp erreicht maximal 2% an „G" (Abb. 20a) und 5% an „G-S-L" (Abb. 20b) im Profilintervall Rn5-Rn14.

2. Die Peridiniaceae („P")

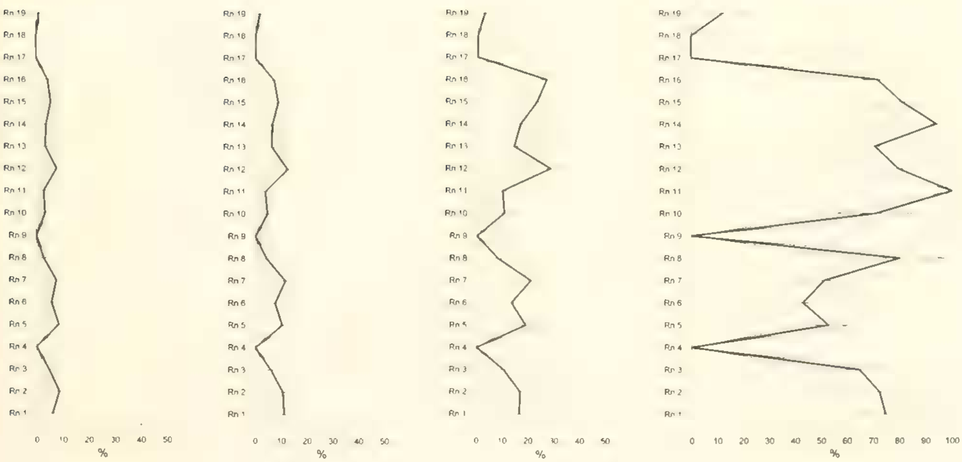
Die Familie Peridiniaceae ist die zweithäufigste Familie, obwohl sie nur durch 3 Arten *(Ovoidinium scabrosum, Palaeohystrichophora infusorioides* und *Epelidosphaeridia spinosa)* vertreten ist.

Ovoidinium scabrosum ist im Profil Rüthen auffällig ungleichmäßig verteilt (Abb. 21). Diese Art hat mit 20% an „DO", 50% an „P" und 70% an „P-aAiA comb." in Rn1 ein Massenvorkommen. Danach tritt sie nur noch sporadisch in Rn5, Rn8 und Rn17 mit maximal 1% an „P" auf. Fechner (1989, S. 65) weist auf dieses Massenvorkommen hin und äußert den Verdacht, daß es sich bei *Ovoidinium scabrosum* um eine Warmwasserform handeln könnte. *Palaeohystrichophora infusoroides* und *Epelidosphaeridia spinosa,* die beiden anderen Arten der Peridiniaceae bilden zusammen in Probe Rn1 lediglich 20% von „DO" (Abb.22a,23a). Von dieser markanten Ausnahme abgesehen sind im übrigen Profil nur diese zwei Arten an der Zusammensetzung der Peridiniaceae beteiligt. Beide Arten können bis zu je 25% an „DO" erreichen (Abb.22a, 23a). Da *Palaeohystrichophora infusorioides,* die Fechner eher als Kaltwasser-Form deutet (Fechner 1989, S. 65) alleine an der hierarchisch übergeordneten Gruppe der Peridiniaceae mit transapikaler Archaeopyle beteiligt ist, sind die Kurven *Palaeohystrichophora infusorioides* an „P" (Abb.22a) und „P-transA" an „P" identisch. Die Abbildung 22



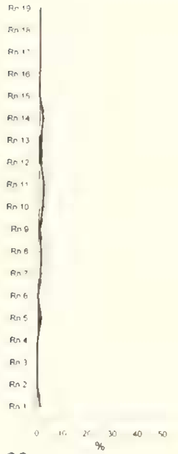
18 a 18 b 18 c 18 d

Abb. 18: Relative %-Häufigkeiten der Gattung *Cribroperidinium* an den übergeordneten Zählgruppen „DO“ (Abb.18a), „G“ (Abb.18b), „G-S-L“ (Abb. 18c) und „G-S-L-pA“ (Abb. 18d).

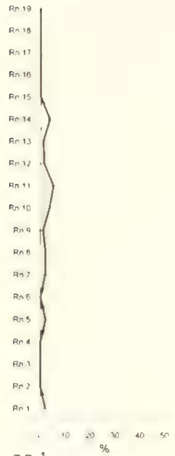


19 a 19 b 19 c 19 d

Abb. 19: Relative %-Häufigkeiten der Gattung *Exochosphaeridium an* den übergeordneten Zählgruppen „DO“ (Abb. 19a), „G“ (Abb. 19b), „G-S-L“ (Abb. 19c) und „G-S-L-pA“ (Abb. 19d).

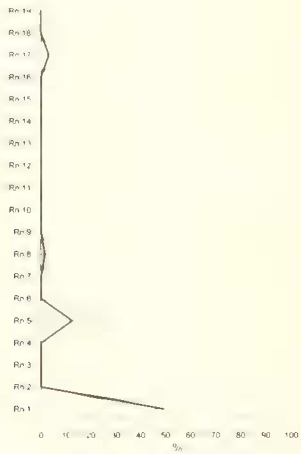


20 a



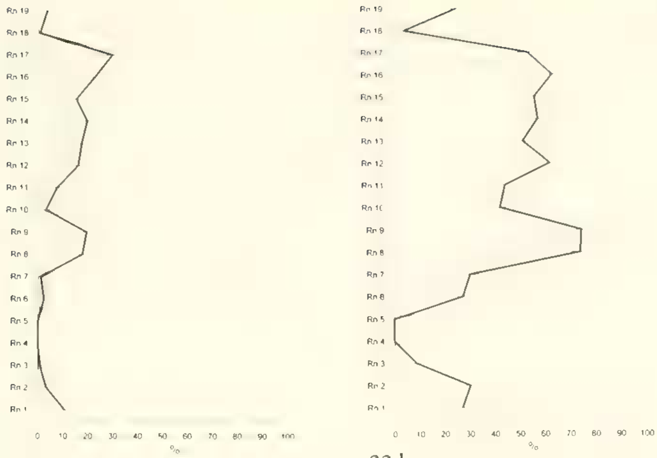
20 b

Abb. 20: Relative %-Häufigkeiten der „G-S-L-eA"-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „G" (Abb. 20a) und „G-S-L" (Abb. 20b).



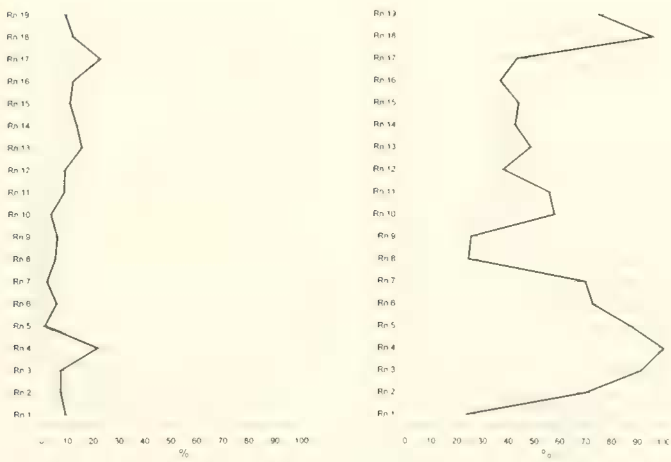
21

Abb. 21: Relative %-Häufigkeiten von *Ovoidinium scabrosum* an der übergeordneten Zählgruppe „P".



22 a 22 b

Abb. 22: Relative %-Häufigkeiten von *Palaeohystrichophora infusorioides* an den übergeordneten Zählgruppen „DO" (Abb. 22a) und „P" (Abb. 22b).



23 a 23 b

Abb. 23: Relative %-Häufigkeiten von *Epelidosphaeridia spinosa* an den übergeordneten Zählgruppen „DO" (Abb. 23a) und „P" (Abb. 23b).

zeigt deutlich den Trend einer %-Häufigkeitszunahme von *Palaeohystrichophora infusorioides an* „P" von 25% in Rn1 auf 50% in Rn13-Rn16, allerdings unterbrochen durch Ausschläge zu deutlich niedrigeren Werten bis hin zum Aussetzen im Intervall Rn3 bis Rn5 und mit 70% in Rn8 und Rn9 deutlich höheren Werten. Hinzu kommt bei Rn19 ein drastischer Abfall auf nur noch 10%.

Nahezu spiegelbildlich dazu verläuft die Entwicklung von *Epelidosphaeridia spinosa* zwischen Rn2 und Rn19 mit einem Trend der %-Häufigkeitsabnahme zum Hangenden (Abb. 23b), im Gegensatz zu *Palaeohystrichophora*. Aufgrund des in diesem Intervall nur sehr sporadisch und dann sehr seltenen Auftretens von *Ovoidinium scabrosum* (siehe oben) bildet *Epelidosphaeridia spinosa* in der Regel zu 100% die Zählgruppe „P-aAiA comb.". Deshalb sind im Hangenden von Rn2 die %-Kurven von *Epelidosphaeridia spinosa* an „P" (Abb. 23b) und „P-aAiA comb." an „P" mit nur sehr geringfügigen Abweichungen in Rn5, Rn8 und Rn17 identisch.

3. Die Triadiniaceae („T")

Die Triadiniaceae sind die dritthäufigste Familie und mit Ausnahme von Rn19 in jeder Probe vorhanden (Abb. 4c). Zwischen Rn1 und Rn7 nimmt die Familie recht gleichmäßig von 5% an „DO" auf 30% an „DO", dem Häufigkeitsmaximum in Rn7, zu. Im Hangenden von Rn7 ist dann eine stetige Abnahme bis zum Verschwinden in Rn19 dokumentiert. Über das gesamte Profil gemittelt zeigt sich ein schwacher Trend der Häufigkeitsabnahme.

Innerhalb der Triadiniaceae dominiert die Gruppe der Zysten mit apikaler Archaeopyle (Abb. 24b) gegenüber den Zysten mit praecingularer Archaeopyle (Abb. 24d) derart, daß die Kurve der %-Häufigkeiten der Zysten mit apikaler Archaeopyle an „DO" nahezu identisch mit der Häufigkeitskurve der Triadiniaceae an „DO" ist (vergleiche Abb. 4c mit Abb. 24a).

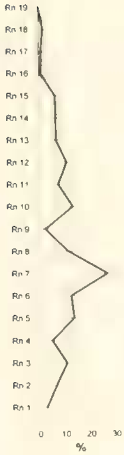
Diese Übermacht der Zysten mit apikaler Archaeopyle innerhalb der Triadiniaceae wird bedingt durch die Dominanz der *Hystrichosphaeridium*-Gruppe, also der accedaten Triadiniaceae gegenüber den areaten Triadiniaceae, von denen die Gattung *Xiphophoridium* nur sporadisch und dann unter 0,5% Häufigkeit an „DO" und die Gattung *Dinopterygium gar* nur mit 0,2% Häufigkeit an „DO" und nur in Probe Rn3 auftritt. Da die *Hystrichosphaeridium*-Zählgruppe zu 100% die Zählgruppe „T-aA-accedat" aufbaut, sind die Kurven *Hystrichosphaeridium* an „T-aA" und „T-aA-accedat" an „T-aA", sowie *Hystrichosphaeridium* an „T" und „T-aA-accedat" an „T", sowie Hystrichosphaeridium an „DO" und „T-aA-accedat" an „DO" identisch. Da die Gruppe der areaten Triadiniaceae-Zysten mit apikaler Archaeopyle zu vernachlässigen ist (siehe oben) wird zudem die %-Kurve „T-aA" an „T" mit extrem kleinen, zeichnerisch nicht mehr zu fassenden Abweichungen von der *Hystrichosphaeridium*-Gruppe gebildet (Abb. 24b). Es zeigt sich eine stark zwischen 65% und 100% oszillierende %-Häufigkeit von „T-aA" an T mit ansteigendem Trend zum Hangenden.

Von den Triadiniaceae mit praecingularer Archaeopyle („T-pA") kommt die Gattung *Florentinia* nur vereinzelt vor und dann mit weniger als 25% an „T" und unter 1,5% an „DO". Auch *Hystrichodinium* tritt nur vereinzelt auf und bleibt bei weniger als 25% an „T" und mit Ausnahme von 6% in Rn10 unter 2% an „DO". Im Hangenden von Rn14 setzt sie ganz aus.

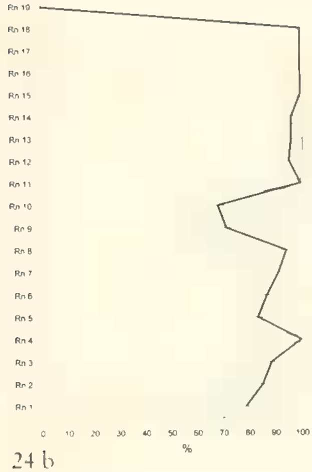
Der Gesamtanteil aller Triadiniaceae-Zysten mit praecingularer Archaeopyle ist in dieser Transgressionsfazies sehr niedrig (Abb. 24d). Ein grober Trend der %-Haufigkeitsabnahme vom Liegenden zum Hangenden ist zu erkennen, allerdings bei recht hohen 2 σ-Werten.

4. Die Cladopyxidiaceae („C")

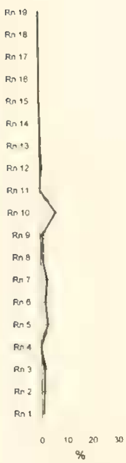
Die Familie Cladopyxidiaceae ist nur durch die Gattung *Microdinium* vertreten. Sie zeigt einen eindeutigen Trend der %-Häufigkeitszunahme an „DO" im Top des Profils ab Rn14 auf



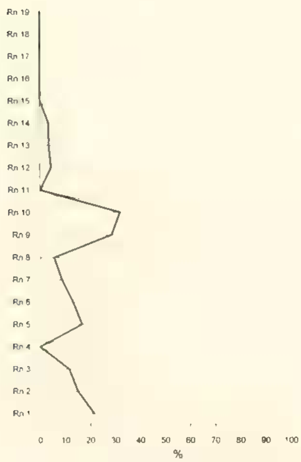
24 a



24 b



24 c



24 d

Abb. 24: Relative %-Häufigkeiten der „T-aA"-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „DO" (Abb. 24a) und „T" (Abb. 24b); relative %-Häufigkeiten der „T-pA"-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „DO" (Abb. 24c) und „T" (Abb. 24d).

immerhin 15% in Rn19, während sie im basalen, glaukonit-sandigen Intervall nur zwischen 0 und 3% erreicht (Abb. 4e). Dieser Trend verläuft parallel mit der Transgression bei zunehmender Entfernung des Ablagerungspunktes zur Küste.

Zusammenfassung

Die Neuberechnung der von FECHNER (1989) publizierten Daten seiner quantitativen Analyse von Dinoflagellaten-Zysten-Assoziationen aus dem Unter-Cenoman von Rüthen nach der Methode von BELOW & KIRSCH (1994) zeigt wesentlich markantere Trends in den Verteilungskurven der Zysten im Profil als die traditionelle Analyse auf Gattungsniveau. Diese Trends der Häufigkeitszunahme respektive Abnahme der relativen Häufigkeit verlaufen synchron, respektive gegensinnig zur Entwicklung des Transgressions-Ereignisses. Damit belegen sie eindeutig die Reaktion des Dinophyta-Planktons auf Umstellungen der Konstellation von Umweltparametern und Veränderungen der Auswirkungsstärke dieser Milieufaktoren im paläoozeanographischen System.

- Einen Trend recht gleichmäßiger Zunahme ihrer relativen Häufigkeiten synchron zur fortschreitenden Transgression lassen die folgenden Taxa erkennen: *Cladopyxidiaceae* an „DO", „G-S-S" an „DO", „G-S-S" an „G", „G-S-S-chor" an „DO", „G-S-S-chor" an „G", *Pterodinium* an „DO", *Pterodinium* an „G", *Pterodinium* an „G-S-S" und *Pterodinium* an „G-S-S-chor".
- Einen, Oszillationen in der Häufigkeitsverteilung im Profilverlauf überlagernden Trend der Zunahme ihrer relativen Häufigkeiten, synchron zur fortschreitenden Transgression lassen die folgenden Taxa erkennen: „T-aA" an „T", *Palaeohystrichophora infusorioides* an „P", *Spiniferites* an „DO" (leichter Anstieg der Häufigkeit), *Spiniferites* an „G", „G-S-L-aA-sph" an „G-S-L" (leichter Anstieg der Häufigkeit), „G-S-L-aA-sph" an „G-S-L-aA", „G-S-L-aA-sph-prox+proxtec" an „G-S-L-aA-sph", „G-S-L-aA-sph- prox+proxtec" an „G-S-L-aA" und „G-S-L-aA-cer-cor" an „G-S-L-aA-cer" (leichter Anstieg der Häufigkeit.)
- Einen Trend recht gleichmäßiger Abnahme ihrer relativen Häufigkeiten mit fortschreitender Transgression lassen die folgenden Taxa erkennen: „G-S-L" an „DO", „G-S-L" an „G", *Spiniferites* an „G-S-S", *Spiniferites* an „G-S-S-chor", „G-S-L-aA" an „DO", „G-S-L-aA" an „G", „G-S-L-aA-cer" an „G", „G-S-L-aA-cer" an „G-S-L" und „G-S-L-aA-cer" an „G-S-L-aA".
- Einen, Oszillationen in der Häufigkeitsverteilung im Profilverlauf überlagernden Trend der Abnahme ihrer relativen Häufigkeiten mit fortschreitender Transgression lassen die folgenden Taxa erkennen: „T" an „DO" (leichte Abnahme der Häufigkeit), „T-pA" an „T" (leichte Abnahme der Häufigkeit), *Epelidosphaeridia* an „P", „G-S-L-aA-cer-lent" an „G-S-L-aA-cer", „G-S-L-aA-cer-lent" an „G-S-L-aA", „G-S-L-aA-cer-lent" an „G-S-L", „G-S-L-aA-cer-lent" an „G" (leichte Abnahme der Häufigkeit), „G-S-L-aA-cer-lent" an „DO" (leichte Abnahme der Häufigkeit), „G- S-L-aA-cer" an „G-S-L-aA", „G-S-L-aA-cer" an „ G-S-L" und „G-S-L- aA-cer" an „DO".

Generell gilt im Profil folgende Tendenz zur Häufigkeitsverteilung von taxonomisch höherrangingen Zählgruppen:
- innerhalb der Zysten aus organischer Substanz („DO") dominieren die Gonyaulacaceae, gefolgt von den Peridiniaceae, Triadiniaceae und Cladopyxidiaceae;
- innerhalb der „G-S-S"-Zysten herrscht der chorate Bautyp vor, gefolgt vom deutlich selteneren proximaten Bautyp und dem nur sporadisch auftretenden cavaten Bautyp;

– innerhalb der „G-S-L"-Zysten dominieren die Taxa mit apikaler Archaeopyle, gefolgt von wesentlich weniger häufigen Taxa mit praecingularer Archaeopyle und den seltenen Taxa mit epizystaler Archaeopyle;
– innerhalb der „G-S-L-aA"-Gruppe herrschen Zysten mit sphaeroidalem Habitus vor, gefolgt von Zysten mit ceratioidalem Habitus und den seltenen Zysten mit elongatem Habitus;
– innerhalb der „G-S-L-aA-sph"-Gruppe sind die kleinen, massiven, proximaten Zysten („G-S-L-aA-sph-prox+proxtec") häufiger als die großen Zysten mit langen Fortsätzen („G-S-L-aA- sph-accedat");
– innerhalb der Gruppe der ceratioidalen Zysten der Gonyaulacaceae sind die cornuaten Zysten gemittelt häufiger als die lenticularen Zysten;
– innerhalb der Triadiniaceae dominieren die Zysten mit apikaler Archaeopyle gegenüber den Zysten mit praecingularer Archaeopyle.

Dank

Die Deutsche Forschungsgemeinschaft förderte diese Arbeit im Rahmen des Schwerpunkt-Projekts „Globale und regionale Steuerungsprozesse biogener Sedimentation" (Be-958/4) und ein Heisenberg-Stipendium (Be-958/2). Herr Prof. Dr. Henk Visscher nahm Raimond Below als Gastwissenschaftler am Laboratorium voor Palaeobotanie en Palynologie der Rijks-Universiteit te Utrecht auf. Herrn Reiner Philipp, Fa. Siemens, sind wir für die Mithilfe bei der EDV sehr zu Dank verpflichtet.

Schriftenverzeichnis

Below, R. & Kirsch, K.-H. (1994): Die Verteilung des Palynophytoplanktons einer dunkel/hell/dunkel Sequenz des höchsten Apt (*jacobi*-Zone) von Vöhrum (Niedersachsen/Deutschland) – Neue methodische Ansätze bei der quantitativen Analyse mariner Floren. – Palaeontographica, Abt. B, **232**: 59–102, 5 Abb., 8 Tab., 2 Taf., Stuttgart.

Fechner, G. (1989): Palynologische Untersuchungen im Alb/Cenoman-Grenzbereich von Rüthen (NW-Deutschland) und La Vierre (SE-Frankreich). – Documenta Naturae, **53**: 136 S., 27 Abb., 34 Taf., München.

Frieg, C.; Hiss, M. & Kaever, M. (1990): Alb und Cenoman im zentralen und südlichen Münsterland (NW-Deutschland) – Stratigraphie, Fazies, Paläogeographie. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **181**: 325–363, 9 Abb., Stuttgart.

Hiss, M. (1981): Stratigraphie, Fazies und geologische Dynamik der Kreide-Basisschichten (Cenoman bis Unterturon) am Haarstrang zwischen Unna und Möhnsee. - Diss. Univ. Münster: 1–337 S., 54 Abb., 13 Tab., 7 Taf., 7 Kt.; Münster.

Hiss, M. (1989), mit Beiträgen von Erkwohl, F.-D.; Jager, B.; Michel, G. & Vieth-Redemann, A.: Erläuterungen zu Blatt 4417 Büren. – Geol. Kt. Nordrh.-Westf. 1:25000, Erl., **4417**; Krefeld.

Kemper, E. (1984): Ober-Alb und Unter-Cenoman in Nordwestdeutschland. – Geol. Jb., **A 75**: 465–487, 7 Abb., Hannover.

Kemper, E. (1987): Das Klima der Kreide-Zeit. – Geol. Jb., **A 96**: 5–185, 38 Abb., Hannover.

Kirsch, K.-H. & Below, R. (im Druck): Quantitative Palynofaziesuntersuchung der hell/dunkel-Rhythmite des Hauterive-Barrême-Grenzbereichs im Niedersächsischen Becken (Norddeutschland) am Beispiel des Profils der Tongrube Otto Gott bei Sarstedt. – Palaeontographica, Abt. B: x–y, 44 Abb., 2 Taf., Stuttgart.

Prauss, M. (1993): Sequence palynology – evidence from Mesozoic sections and conceptual framework. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **190**: 143–163, 8 Abb., Stuttgart.

Skupin, K. (1989) mit Beiträgen von Dahm-Ahrens, H.; Michel, G.; Vieth-Redemann, A. & Weber, P.: Erläuterungen zu Blatt 4418 Wünneberg. – Geol. Kt. Nordrh. Westf. 1:25000, Erl., **4418**; Krefeld.